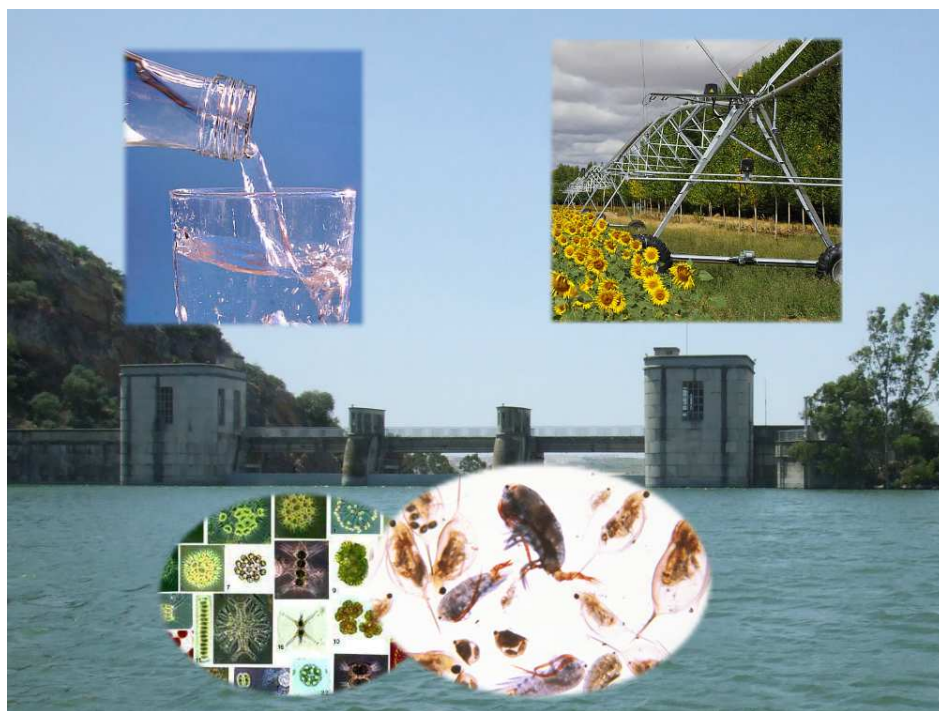


MÁSTER EN GESTIÓN INTEGRAL DEL AGUA

METABOLISMO DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA EN
EMBALSES TÉRMICAMENTE ESTRATIFICADOS CON
DIFERENTE NIVEL TRÓFICO



Memoria de Investigación presentada por Leonardo Romero Martínez para la obtención del título de Máster en Gestión Integral del Agua por la Universidad de Cádiz.

Puerto Real, Noviembre de 2009

MÁSTER EN GESTIÓN INTEGRAL DEL AGUA

METABOLISMO DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA EN
EMBALSES TÉRMICAMENTE ESTRATIFICADOS CON
DIFERENTE NIVEL TRÓFICO

Memoria presentada por Leonardo Romero Martínez para la obtención del título de
Máster en Gestión Integral del Agua por la Universidad de Cádiz.

Puerto Real, Noviembre de 2009



“Metabolismo de la comunidad planctónica en embalses térmicamente estratificados con diferente nivel trófico”

Memoria presentada por el alumno Leonardo Romero Martínez, como Trabajo Final del Máster Oficial en Gestión Integral del Agua (Perfil Investigador), de la Universidad de Cádiz.

Fdo.: Leonardo Romero Martínez
Puerto Real, Noviembre, 2009

EL PRESENTE TRABAJO DE INVESTIGACIÓN HA SIDO DIRIGIDO POR LOS PROFESORES DOCTORES D. José Ángel Gálvez Lorente y D. Andrés Cózar Cabañas, DEL ÁREA DE “Ecología” DE LA UNIVERSIDAD DE CÁDIZ.

LOS DIRECTORES

Fdo.: D. José Ángel Gálvez Lórente

Fdo.: D. Andrés Cózar Cabañas

Este trabajo de investigación se ha llevado a cabo en el marco del Proyecto del Plan Nacional SEDICO (SEDIMENTACIÓN BIOGÉNICA E INTERCAMBIOS DE CO₂ ATMÓSFERA-AGUA EN EMBALSES ESTRATIFICADOS CON DISTINTO BALANCE METABÓLICO, CGL2007-64729), que se desarrolla dentro de la línea limnológica del grupo de investigación “Estructura y Dinámica de Ecosistemas Acuáticos” (RNM-214).

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer de forma especial a mi familia el apoyo y la comprensión prestado durante todo el desarrollo este Máster, y en especial durante los últimos meses, en que este proyecto me ha ocupado la mayor parte de mi tiempo y pensamiento. No es necesario decir que sin sus ánimos y ayuda no hubiera sido posible su realización, sabiéndome apoyar en los malos y buenos momentos.

También a mis amigos y amigas, tanto de Puerto Real como de fuera, que he tenido últimamente un poco abandonados, sabiendo que serán comprensivos conmigo al conocer la importancia que tiene para mí el buen término de este Máster. Un saludo también a mis compañeros del Máster, que hemos formado un curioso grupo de personas de todas clases, tamaños y colores, llevándonos realmente bien en todo momento, que es lo que realmente importa.

A los directores de este proyecto, José Ángel y Andrés por su constante ayuda y disposición a solucionarme las muchas dudas que he tenido y tendré. También a la demás gente del Área de Ecología, donde existe un agradable ambiente a pesar del duro trabajo que se desarrolla mañana, tarde, y a veces noches y fines de semana. En especial a mis compañeras de Proyecto, María y Bárbara, de las que he aprendido gran cantidad de cosas, sobre todo de tipo práctico que eran las que más necesitaba.

También agradezco a la Agencia Andaluza del Agua, y en particular al Personal que trabaja en las presas de Guadalquivir y Bornos, por la gran ayuda y confianza prestadas. Así como a la Agencia Estatal de Meteorología, que nos ha proporcionado una gran cantidad de datos.

Prólogo

Durante los últimos tiempos, en los países desarrollados se está extendiendo una conciencia conservacionista. Esto es, cada vez hay un mayor número de personas conscientes del impacto que las actividades humanas tienen sobre el medio ambiente, tanto a pequeña como a gran escala. Hasta hace pocos años, se pensaba que la atmósfera podría absorber la creciente cantidad de gases que el ser humano emite debido a las actividades de la sociedad, sin que éstos produjeran ningún efecto. También durante décadas, esto ha sido en parte cierto, ya que la atmósfera es un compartimento de enorme envergadura. Sin embargo, al irse incrementando el impacto sobre ésta, debido tanto a un aumento de la población humana como al desarrollo de actividades que generan cada vez más residuos, se empieza a tener conciencia de efectos que estos impactos generan a nivel planetario.

Uno de los principales problemas a los que se enfrenta la sociedad del siglo XXI es hacer frente a un creciente efecto invernadero. Éste es un mecanismo natural, y muy anterior a la presencia de la especie humana en el planeta, sin el cual la temperatura media de la Tierra sería decenas de grados inferior a la existente. Sin embargo, en los últimos tiempos, las emisiones a la atmósfera de los denominados gases invernadero, son muy superiores a las que los otros sistemas del planeta (biosfera, hidrosfera, geosfera) son capaces de absorber. Existe una variedad de gases con estas características, siendo el de mayor impacto en la actualidad el dióxido de carbono.

El carbono es esencial para la vida en la Tierra, siendo el elemento químico mayoritario en las moléculas orgánicas. Las formas inorgánicas, como el CO_2 , y los bicarbonatos en sistemas acuáticos, son asimiladas por los productores primarios, y convertidas a formas orgánicas mediante la fotosíntesis. Estas formas orgánicas de carbono son remineralizadas a CO_2 mediante los procesos respiratorios, realizados tanto por los productores primarios como por los consumidores. Estos procesos suponen un balance que condiciona el comportamiento de los sistemas acuáticos como cuerpos que emiten o absorben dióxido de carbono de la atmósfera.

Contenido

Resumen	1
1. Introducción	2
1.1. Los embalses y el Ciclo Integral del Agua	2
1.2. Balance de carbono en lagos y embalses	4
1.3. Metabolismo de la comunidad	6
1.4. El Proyecto SEDICO	9
2. Objetivos.....	10
2.1. Objetivo principal	10
2.2. Objetivos parciales.....	10
3. Material y métodos	12
3.1. Área de estudio	12
3.2. Estrategia de muestreos	14
3.3. Variables estudiadas en la columna de agua.....	15
3.3.1. Variables físico-químicas y datos meteorológicos	15
3.3.2. Variables biológicas: clorofila.....	16
3.4. Metabolismo de la comunidad	17
3.4.1. Resumen y diseño del experimento	17
3.4.2. Procedimiento.....	18
3.4.3. El método WINKLER.	22

4. Resultados y discusión.....	26
4.1. Disponibilidad de luz	26
4.1.1. Coeficiente de atenuación vertical de la luz	26
4.1.2. Análisis de los resultados	31
4.1.3. Relación con el disco de Secchi	32
4.2. Análisis de los resultados obtenidos por el método Winkler.....	33
4.3. Producción primaria bruta, respiración y producción neta del ecosistema.....	34
4.3.1. Comentario crítico sobre la metodología.....	37
4.4. Producción neta del ecosistema en la capa de mezcla	38
4.4.1. Determinación del espesor de la capa de mezcla	38
4.4.2. Integración de la NEP en la capa de mezcla.....	40
4.4.3. Relación entre la capa eufótica y la capa de mezcla.....	41
4.5. Dinámica temporal y posibles mecanismos de control.....	43
4.6. Casos particulares	46
 5. Conclusiones.....	 50
 6. Bibliografía.....	 52

Resumen

Este estudio se enmarca dentro de un Proyecto de mayor envergadura que trata de caracterizar el papel de los embalses en el contexto del ciclo global del carbono, esto es, poner de manifiesto si estos sistemas se comportan como emisores de dióxido de carbono a la atmósfera o, por el contrario, tienen la capacidad de almacenar este compuesto en los sedimentos. El metabolismo de la comunidad planctónica es un factor clave, dentro del conjunto de procesos que intervienen en la dinámica del dióxido de carbono, entendiéndose este metabolismo como el conjunto de procesos fotosintéticos y respiratorios que realizan estos organismos. En este caso se estudia el metabolismo en dos embalses de la provincia de Cádiz con diferente nivel trófico, a lo largo del periodo de estratificación térmica, tomando muestras cada 15 días. El método empleado para estimar las tasas correspondientes a estos procesos se basa en las diferencias entre la concentración de oxígeno inicial, y la existente tras un periodo de incubación, bajo condiciones de luz por una parte, y de oscuridad por otra. Dichas concentraciones se determinan usando el método Winkler. A partir de estas estimaciones es posible caracterizar los embalses estudiados como sistemas heterotróficos, lo cual implica un posible comportamiento como fuentes de dióxido de carbono a la atmósfera, según modelos generales desarrollados por otros autores. Sin embargo se observan grandes diferencias en el funcionamiento de ambos, en base a su nivel trófico, y a los aportes externos que tienen lugar en cada uno de ellos. Se puede explicar de forma general el balance metabólico a partir de la relación existente entre el espesor de la capa eufótica y de la capa de mezcla. También se observa un diferente comportamiento condicionado por factores físicos, como viento y temperatura.

1. Introducción

1.1. Los embalses y el Ciclo Integral del Agua

Los embalses pueden definirse como masas de agua superficiales, diseñadas por el ser humano, con el objeto de regular los cauces para el consumo, el riego, la generación de energía eléctrica, además del control de avenidas. Además de los mencionados, pueden tener un uso recreativo-deportivo y suponer un recurso paisajístico (Fig. 1.1), conformando un importante elemento generador de turismo en la zona donde se encuentra situado.



Fig. 1.1. Embalse de Zahara de la Sierra, considerado como el de mayor valor paisajístico de la provincia de Cádiz.



Fig. 1.2. Parte del ciclo hidrológico, modificada por el ser humano para su control y aprovechamiento.

En el contexto del ciclo hidrológico, los embalses tienen un papel fundamental en la mayoría de regiones, siendo éstos los principales elementos reguladores de los recursos hídricos de los que dispone la sociedad (Fig. 1.2). Solamente en regiones altamente secas adquieren mayor importancia las reservas de agua existentes en el subsuelo, caracterizadas principalmente en la actualidad por un relativo desconocimiento sobre estos sistemas, en relación a las masas de agua superficiales.

La capacidad total de los embalses españoles es de 54.308 Hm³. A fecha de Noviembre de 2009 se dispone de 22.547 Hm³ de agua embalsada, suponiendo un 41,52% de la capacidad total, según datos proporcionados por el Ministerio de Medio Ambiente. A nivel global existen más de 63.000 grandes embalses, ocupando una extensión de aproximadamente 400.000 km² en total. En ellos se almacena una cantidad

de agua que representa siete veces el volumen de la contenida en los ríos, y unos dos tercios de la contenida en la atmósfera (Kennedy, 1999).

En el contexto de la gestión de los recursos hídricos, son pocas las empresas dedicadas a este sector que disponen de una división o departamento que estudien de forma sistemática el funcionamiento de los embalses como sistemas ecológicos. Generalmente las aguas que llegan a las ETAP (Estaciones Depuradoras de Agua Potable) son analizadas continuamente en el punto de entrada, disponiéndose de un estrecho margen de actuación en casos de una variación fortuita en su calidad, así como una aplicación de los tratamientos que puede ser excesiva o innecesaria. Por el contrario, el análisis continuado en origen permite una optimización en los tratamientos de potabilización, y tiene como repercusiones una reducción de costes de operación en las ETAP, así como una posible mejora en la calidad del agua proporcionada al consumidor. De este modo se puede definir el estudio de la estructura y funcionamiento de los embalses como una base fundamental de la gestión.

En la zona cercana a la presa, los embalses se comportan como los lagos, aunque con algunas características particulares como una tasa de renovación generalmente alta y una comunidad biológica más pobre que estos últimos. Como tales, albergan una comunidad de especies micro- y macroscópicas. El componente ecológico fundamental en estos sistemas es el plancton. Los organismos bentónicos fotosintéticos tienen un papel de menor importancia, debido a las importantes fluctuaciones en el nivel del agua, impidiendo el establecimiento de estas especies en sus hábitats idóneos durante un periodo extenso. Estos sistemas suelen ser también ricos en ictiofauna y avifauna. Lagos y embalses desarrollan además un papel relevante en los ciclos biogeoquímicos. Sin

Tabla 1.1. Emisiones (-) y absorción (+) de CO₂ a nivel global de diferentes sistemas acuáticos (Duarte y Prairie, 2005).

Componente	Flujo (Gt C · año ⁻¹)
Océanos	2,2
Ríos	-0,3
Río Amazonas	-0,5
Lagos	-0,14

llegar al nivel que representan otros sistemas acuáticos como los océanos y algunos ríos, los embalses intervienen de forma importante en el procesado de elementos como el carbono (Tabla 1.1), emitiendo por lo general una elevada cantidad de CO₂ a la atmósfera (Duarte y Prairie, 2005).

1.2. Balance de carbono en lagos y embalses

El carbono y sus compuestos desarrollan un importante papel en nuestro planeta, tanto para la biosfera, como en los sistemas geológicos y atmosféricos. Se encuentra en la atmósfera principalmente como dióxido de carbono, un gas invernadero con influencia en el clima a nivel global. Su dinámica cobra una gran importancia en los tiempos actuales. El incremento de su concentración en las últimas décadas, a causa de las actividades en que se basa sociedad moderna, causa una alteración en los flujos de calor que afectan a la atmósfera, induciendo alteraciones del clima de la Tierra, cuyos efectos se encuentran bajo estudio en la actualidad.

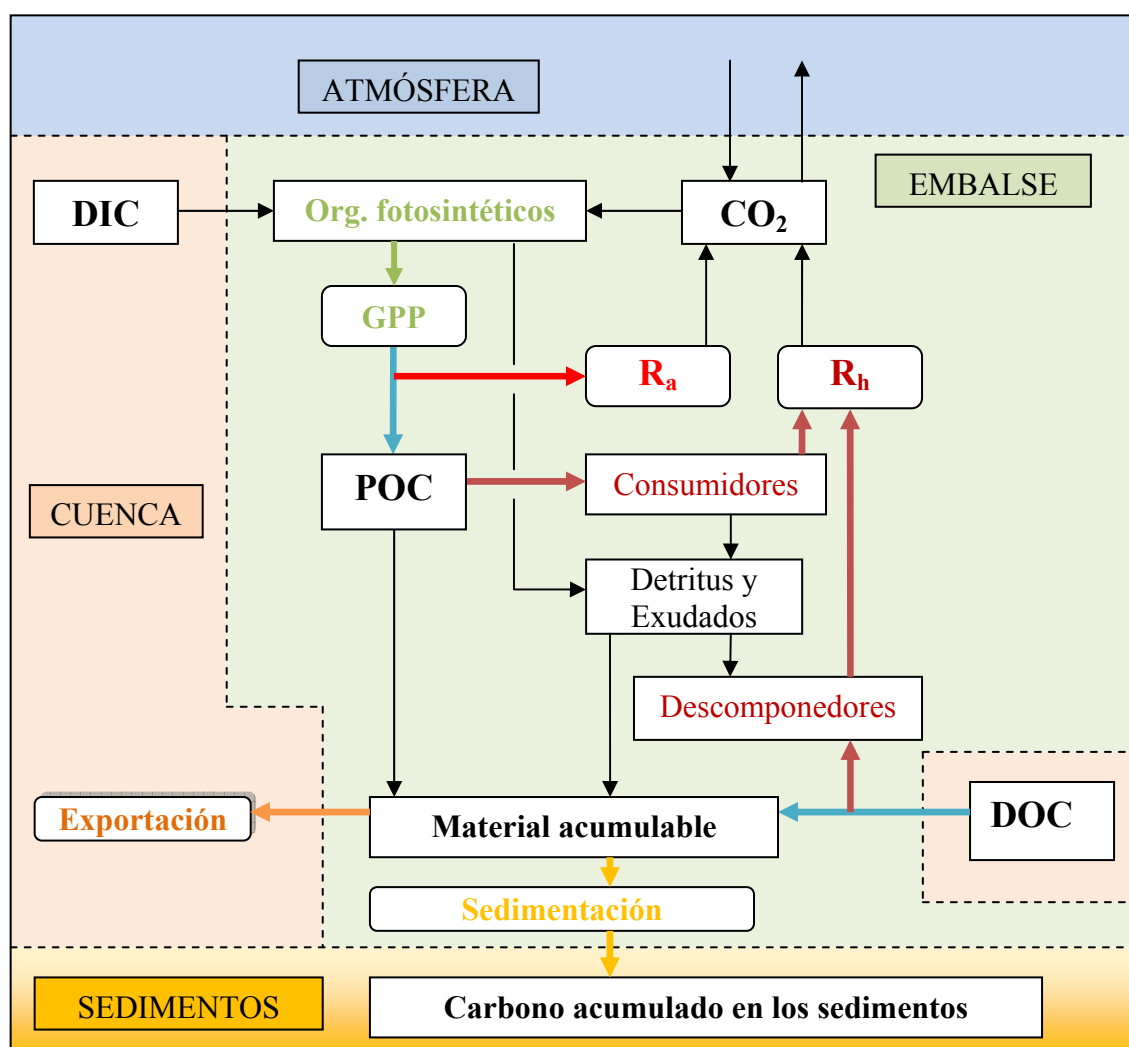


Fig. 1.3. Esquema general del ciclo del carbono en embalses y lagos (modificado de Lovett et al., 2006 y Tranvik et al., 2009). GPP: producción primaria bruta. R_a : respiración autotrófica. R_h : respiración heterotrófica. DIC: carbono inorgánico disuelto. DOC: carbono orgánico disuelto. POC: carbono orgánico particulado.

Los embalses, de manera similar a los lagos, tienen un papel importante dentro del ciclo global del carbono siendo extremadamente activos en el transporte, transformación y almacenamiento de gran parte de este elemento, tanto en sus formas inorgánicas como orgánicas (Fig. 1.3). Estos sistemas reciben el carbono que difunde a través de la superficie en forma de CO₂, así como el procedente de la cuenca, en sus formas inorgánica (CID) y orgánica (COD). En latitudes templadas predomina la forma disuelta (CID) sobre el resto (Tranvik et al., 2009). Las formas inorgánicas de carbono son usadas por los organismos fotosintéticos para sintetizar materia orgánica (POC), que pasará a formar parte de la estructura trófica. Parte del carbono orgánico generado a partir de la producción primaria bruta (GPP) es remineralizado mediante los procesos de respiración que realizan los productores primarios (respiración autotrófica “R_a”), consumidores y descomponedores (respiración heterotrófica “R_h”), convirtiéndose de nuevo en CO₂. La parte del carbono orgánico no degradada puede ser exportada del sistema, o bien, sedimentar y acumularse en el lecho.

Lagos y embalses pueden actuar como fuentes o sumideros de este elemento, existiendo un balance entre los aportes de carbono a estos sistemas y las salidas de éste (Lovett et al., 2006).

$$\Delta C_{org} = GPP + I - R_e - E - O_{xnb}$$

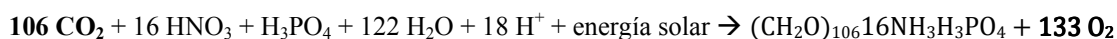
Esta ecuación representa los componentes más importantes de este balance. Como principales aportes de carbono orgánico se consideran la producción primaria bruta (GPP) y la importación alóctona por parte de la cuenca (I). Como principales componentes de las salidas se encuentran la respiración (R_e), la exportación (E) a otros sistemas y la oxidación por mecanismos no biológicos (O_{xnb}) como la fotooxidación. Dependiendo del resultado de este balance, estos sistemas pueden comportarse como una fuente de CO₂ a la atmósfera o como un sumidero de éste.

Para caracterizar este balance de carbono es esencial un conocimiento detallado de los procesos metabólicos que tienen lugar en la masa de agua, entre ellos las tasas de producción primaria y respiración de la comunidad planctónica, que adquiere un papel fundamental en estos sistemas.

1.3. Metabolismo de la comunidad

Como se comentó anteriormente, una importante vía de entrada de carbono orgánico a lagos y embalses es la producción primaria, principalmente fitoplanctónica. De igual manera, la respiración llevada a cabo por la comunidad planctónica es un término de gran importancia en el estudio de los ciclos del carbono, ya que representa una de las principales vías de retirada de su forma orgánica. Por tanto, si se desea conocer el funcionamiento de un lago o embalse en cuanto al ciclo del carbono, se hace necesario estudiar el metabolismo de la comunidad biológica que habita en éste.

La producción primaria es el proceso por el que el carbono inorgánico se transforma en orgánico, principalmente a través de la fotosíntesis en los sistemas estudiados. De esta forma pasa a formar parte de la estructura trófica del sistema. Sólo es realizada por los organismos denominados productores primarios. Es posible su cuantificación en términos de CO₂ consumido, o bien, como O₂ liberado. Ambos se relacionan mediante un “cociente fotosintético, PQ”, que suele estar en torno a 1,2 (Ryther, 1956), ya que además de la producción de carbono orgánico, el oxígeno se libera a partir de otros procesos como la asimilación de compuestos nitrogenados.



La respiración, por el contrario, consiste en una remineralización de la materia orgánica a CO₂. La llevan a cabo todos los organismos, tanto los productores (respiración autotrófica) como los consumidores (respiración heterotrófica). El conjunto de la respiración de todos los organismos conforman la “respiración del ecosistema”, representada principalmente por la respiración de la comunidad planctónica en lagos y embalses. Igualmente se puede representar como O₂ consumido, o como CO₂ que se libera. La relación entre éstos, el llamado “cociente respiratorio” tiene un valor en torno a 1 (Wetzel y Likens, 2000).

Adquiere una gran importancia el concepto de producción neta del ecosistema o NEP (Woodwell y Whittaker, 1968), considerado como la diferencia entre la cantidad total de carbono fijado por fotosíntesis, y la que es liberada por respiración de toda la comunidad biológica. También puede cuantificarse como el balance entre liberación y consumo de oxígeno.

Históricamente se han considerado los lagos y embalses como sistemas que capturan el CO_2 atmosférico y pueden almacenarlo en forma de carbono orgánico. Por el contrario, en la actualidad se está demostrando que estos sistemas son en su mayoría emisores de CO_2 a la atmósfera, debido fundamentalmente a los continuados aportes alóctonos de materia orgánica que reciben (Duarte y Prairie, 2005). Estos aportes provocan que las tasas de respiración sean generalmente superiores a las de producción, teniendo lugar una liberación neta de dióxido de carbono a la masa de agua, aumentando de este modo su presión parcial, así como la difusión a la atmósfera. Generalmente predomina la autotrofia en sistemas con concentraciones moderadas o altas de fósforo total y bajos niveles de carbono orgánico disuelto (Hanson et al., 2004), de forma que se incremente la producción primaria frente a la respiración, o bien, cuando existe un predominio de peces zooplanctívoros (Cole et al., 2000) favoreciendo el desarrollo de las especies fitoplanctónicas.

De acuerdo con la metodología clásica empleada para determinar las tasas metabólicas, basada en las diferencias entre las concentraciones de oxígeno, consideramos que la NEP es positiva cuando predomina la producción primaria sobre la respiración, teniendo lugar una liberación neta de oxígeno, a la vez que una disminución neta de la cantidad de dióxido de carbono. Por el contrario, una NEP negativa indicará un consumo neto de oxígeno, o una emisión neta de dióxido de carbono.

Una producción neta positiva es una condición necesaria, pero no suficiente para que el sistema se comporte como un sumidero de carbono (Tabla 1.2). También es necesario que la tasa de sedimentación “S” supere al flujo neto de carbono hacia la atmósfera “NAF” (Hanson et al., 2004).

Tabla 1.2. El comportamiento de los embalses frente al balance de carbono depende de la sedimentación y del flujo de este elemento hacia la atmósfera (Hanson et al., 2004).

	NAF < S	NAF > S
GPP < R	*no se da el caso*	Heterotrófico-fuente
GPP > R	Autotrófico-sumidero	Autotrófico-fuente

El fitoplancton, como elemento fundamental en la producción primaria de embalses, debe ser caracterizado, y su dinámica conocida. Generalmente se encuentra condicionado por la disponibilidad de luz y nutrientes, aunque en algunas ocasiones también se encuentran afectados por otros factores, como el viento y la temperatura, en la distribución vertical de la comunidad fitoplanctónica (Pannard et al., 2007).

1.4. El Proyecto SEDICO

Este trabajo de investigación se ha llevado a cabo en el marco del Proyecto del Plan Nacional SEDICO (SEDIMENTACIÓN BIOGÉNICA E INTERCAMBIOS DE CO₂ ATMÓSFERA-AGUA EN EMBALSES ESTRATIFICADOS CON DISTINTO BALANCE METABÓLICO, CGL2007-64729), que se desarrolla dentro de la línea limnológica del grupo de investigación “Estructura y Dinámica de Ecosistemas Acuáticos” (RNM-214).

El estudio se desarrolla en dos embalses estratificados que presentan una notable diferencia en sus niveles tróficos y en los aportes alóctonos de nutrientes y carbono orgánico que reciben de sus cuencas. Concretamente los sistemas de estudio son el embalse de Bornos y el embalse de Guadalquivir. Se pretende estimar el balance del intercambio de CO₂ atmósfera-agua con la tasa de sedimentación y evaluar el control de este proceso, la estructura de la comunidad y los niveles de producción en el resultado de dichos balances, así como el modelado de la variabilidad en la concentración de CO₂ en el agua, como una herramienta de análisis y predicción.

Entre las principales actividades para la consecución de los objetivos se encuentran la estimación de los flujos de CO₂ entre la atmósfera y el agua, obtención de las tasas y velocidad de sedimentación del material particulado, medición de las posibles variables de control físicas, químicas y biológicas, estimación de la actividad fotosintética y respiración, análisis de la estructura de la comunidad planctónica y el modelado físico y biogeoquímico de las diferentes variables. El presente trabajo se centra en el estudio del metabolismo de la comunidad (la actividad fotosintética y la respiración), y las posibles relaciones existentes entre este metabolismo y las variables físicas, químicas y biológicas medidas durante los sucesivos muestreos.

2. Objetivos

2.1. Objetivo principal

Como se ha mencionado anteriormente, el presente estudio se engloba en un Proyecto de mayor envergadura, cuyo objetivo es conocer el papel que tienen los embalses en cuanto al ciclo del carbono. Debido a que los procesos metabólicos como la fotosíntesis y la respiración de los organismos son vías de entrada y salida fundamentales de carbono en estos sistemas, se hace necesario un conocimiento detallado de estos procesos.

El objetivo principal de este estudio es la caracterización del metabolismo de la comunidad en embalses estratificados con un nivel trófico diferente. Además de su cuantificación, se pretende establecer las variables y parámetros físicos, químicos y biológicos que controlan dicho metabolismo.

2.2. Objetivos parciales

- ✓ Cálculo de las tasas metabólicas de producción primaria bruta, respiración y producción neta de la comunidad planctónica en los embalses de Bornos y Guadalcaén, con objeto de caracterizar el papel de ambos embalses dentro del ciclo del carbono.
- ✓ Relación entre las tasas metabólicas obtenidas y las variables físico-químicas y biológicas como temperatura, irradiancia y concentración de clorofila.
- ✓ Comparación de las propiedades y el funcionamiento de los dos embalses estudiados, en función de su estado trófico y el forzamiento físico que soportan.

3. Material y métodos

3.1. Área de estudio

El presente estudio se desarrolla en dos embalses de la provincia de Cádiz: Guadalcaçín y Bornos, pertenecientes a la Cuenca Atlántica Andaluza. Ambos tienen diferentes características a pesar de su relativa cercanía (Fig. 3.1). Esto se debe principalmente a las características propias de sus respectivas cuencas, así como a los diferentes usos y actividades que tienen lugar en ellas. También presentan una situación diferente en relación con su exposición a los vientos.

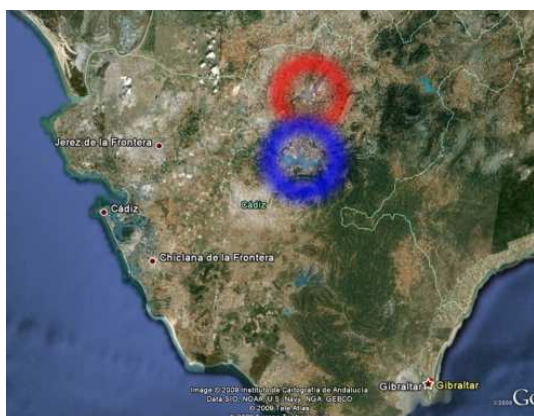


Fig. 3.1. Localización de los embalses estudiados. Azul: Guadalcaçín. Rojo: Bornos.

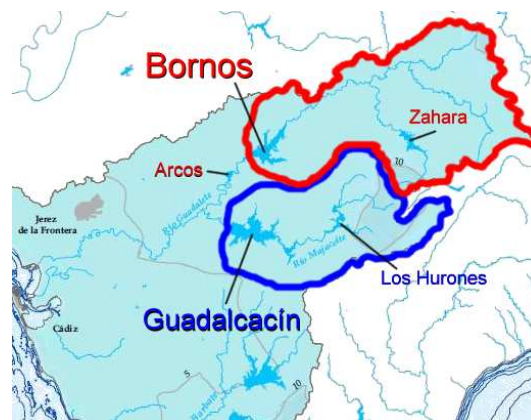


Fig. 3.2. Cuenca alta del Guadalete (Rojo), que vierte al embalse de Bornos y cuenca del Majaceite (azul), que vierte a Guadalcaçín.

Embalse de Guadalcaçín

Ocupa parte de los términos municipales de San José del Valle, Paterna de la Rivera, Arcos y Algar. Tiene una superficie de 3670 ha, y una capacidad de 800 Hm³. Su cuenca comprende una superficie de 687 km². La presa es de materiales sueltos y núcleo de arcilla, con una coronación a 79 metros sobre el cauce. Sus usos son el riego y el abastecimiento a la población. Este embalse regula el caudal del río Majaceite (Fig. 3.2), un afluente del Guadalete por la margen izquierda. Aguas arriba se encuentra el

embalse de Los Hurones, que supone la principal reserva de agua de consumo para las áreas de la Bahía de Cádiz, Jerez de la Frontera, Bajo Guadalquivir y parte de La Janda. El Majaceite también recibe aportes de la Cuenca Mediterránea Andaluza desde el año 2000, con la puesta en funcionamiento del trasvase Guadiaro-Majaceite, con un volumen anual máximo de 110 Hm³.

Su estado es de oligo-mesotrofia. Este hecho puede deberse a que parte de la cuenca que vierte directamente al embalse soporta un uso forestal. Presenta una amplia superficie, expuesta al viento de levante (Fig. 3.3), lo cual suele generar agitación y oleaje en la capa superficial del embalse, especialmente en la zona donde se realizan los muestreos (Fig. 3.4).



Fig. 3.3. El embalse de Guadalcacín presenta una orientación este-oeste, exponiéndose a los vientos de levante (flecha).



Fig. 3.4. En el punto donde tienen lugar los muestreos (rojo) es frecuente una fuerte agitación en la capa superficial.

Embalse de Bornos

Su superficie comprende 2.341 ha, y tiene una capacidad de 200 Hm³. La presa es de tipo gravedad. Los usos principales son de riego e hidroeléctrico. Se sitúa en el río Guadalete (Fig. 3.2), también regulado por los embalses de Zahara (cabecera) y Arcos (aguas abajo de la presa de Bornos). El agua almacenada en estos elementos de regulación, sobre el río Guadalete, tienen un uso preferente de riego para la zona norte, centro y oeste de la cuenca.

Su estado puede caracterizarse como eutrófico. Los vertidos de aguas residuales urbanas sin depurar que tienen lugar, así como el uso agrícola y ganadero que tiene la cuenca que vierte directamente a este embalse (Fig. 3.5), determinan que se trate de un proceso de eutrofización cultural. Este embalse presenta un mayor resguardo al viento, sobre todo en la región cercana a la presa (Fig. 3.6), donde se realizan los muestreos.



Fig. 3.5. Embalse de Bornos. Se encuentra rodeado de terrenos agrícolas y ganaderos, además de recibir vertidos sin depurar.



Fig. 3.6. El punto de muestreo se encuentra en una zona estrecha, entre fuertes pendientes, que limitan la acción del viento.

3.2. Estrategia de muestreos

Los muestreos en ambos embalses tienen lugar a lo largo del periodo de estratificación térmica, que se da en lagos y embalses desde finales de la primavera hasta principios del otoño. Durante este periodo se distingue una capa superficial o “epilimnion”, pudiéndose también denominar “capa de mezcla”, aunque en algunas ocasiones no se presente totalmente mezclada. Esta capa tiene una cierta relación con la atmósfera en cuanto a intercambio de gases. Por el contrario, la capa profunda o “hipolimnion” no tiene relación con la atmósfera, ya que se encuentra separada de la anterior por una zona de fuerte gradiente de densidad, denominada “metalimnion” o termoclina. Las propiedades del hipolimnion dependen fundamentalmente de las características físicas, químicas y biológicas del embalse.

Durante el periodo estratificado es más sencilla la caracterización de las relaciones entre el material orgánico producido en la zona fótica y el almacenado por sedimentación, además de registrarse cambios espaciales y temporales, que se manifiestan en los niveles de producción primaria y la estructura de la comunidad planctónica.

La frecuencia de los muestreos es de aproximadamente 15 días, tiempo suficiente para que se observen cambios en el comportamiento de la masa de agua, y adaptado a la logística y disponibilidad de los equipos.

Durante los muestreos se toman datos y recogen muestras de la columna de agua, desde una embarcación, en un punto determinado y representativo del embalse, a diferentes profundidades. Se elige un punto cercano a la presa, donde los embalses tienen un funcionamiento parecido a los lagos.

3.3. Variables estudiadas en la columna de agua

3.3.1. Variables físico-químicas y datos meteorológicos

En cada muestreo se realiza un perfil vertical de temperatura, oxígeno disuelto y otras variables para ser usadas en otros estudios. Los datos son tomados con una Sonda Multiparamétrica Hydrolab MS 5 a cada metro de profundidad.

La irradiancia también se mide a intervalos de un metro, desde la superficie hasta una profundidad mayor a la que reciba un 1% de la radiación solar incidente sobre la superficie. Para este cometido se usa un radiómetro LICOR LI-1000, que integra las longitudes de onda pertenecientes a la radiación fotosintéticamente activa (PAR).

Para una valoración general de la transparencia del cuerpo de agua, se toma la profundidad a la que deja de verse un disco de Secchi de 30 cm de diámetro y color blanco.

Se registran los perfiles verticales de temperatura, con frecuencia de 30 minutos, a 7 profundidades diferentes, usando una serie de termistores ONSET HOBO.

Se disponen de datos relativos a la velocidad del viento proporcionados por la AEMET. Estos son tomados en dos estaciones meteorológicas, una de ellas cercana a Guadalacacín, en San José del Valle, y otra estación situada en el municipio de Villamartín, que se encuentra cerca de Bornos.

3.3.2. Variables biológicas: clorofila

A partir de muestras de agua tomadas a diferentes profundidades durante los muestreos se han obtenido sus concentraciones de “clorofila a” correspondientes. Para ello se usa el método propuesto por Ritchie (2008), consistente en una extracción de clorofila en acetona al 90% y su determinación por espectrofotometría tricromática.

Para ello es necesario filtrar un volumen conocido de muestra, usando un filtro Whatman GF/F, de 47 mm de diámetro y una bomba de vacío. El volumen de agua a filtrar se determina en base al estado trófico del sistema, necesitándose para muestras recogidas en Bornos un volumen menor que para las de Guadalacacín.

Los filtros se introducen individualmente en una solución de acetona al 90%, estabilizada con hidróxido carbonato de magnesio pentahidratado, y posteriormente filtrada para evitar la existencia de cualquier material particulado en suspensión. La solución resultante es centrifugada a 10.000 rpm y 10°C, durante 7 minutos.

Tras el centrifugado se procede al análisis espectrofotométrico. Para ello se introducen 2 ml del sobrenadante de la solución centrifugada en cubetas de cuarzo o cristal óptico. Posteriormente se mide la absorbancia de estas muestras a 630, 647, 664 y 750 nm.

Se procede a calcular las concentraciones de clorofila en base a las ecuaciones tricromáticas (Ritchie, 2008; Ritchie, 2006), a partir de los datos de absorbancia obtenidos, el volumen de muestra filtrado y el volumen de la solución de acetona.

3.4. Metabolismo de la comunidad

3.4.1. Resumen y diseño del experimento

Con este experimento pretendemos estimar las tasas de producción primaria y respiración que tienen lugar a diferentes profundidades, en ambos embalses, durante la fase de estratificación estival. Para ello se usará el método de las botellas claras y oscuras (Howarth y Michaels, 2000). Éste consiste en la incubación de varias botellas, durante un determinado intervalo de tiempo, siendo un cierto número de ellas opacas a la luz. En las botellas claras tendrán lugar procesos de fotosíntesis y respiración, mientras que en las botellas opacas sólo se dan procesos de respiración. También es necesario tener en cuenta la concentración de oxígeno existente en el momento de la toma de muestras.

Las botellas son colocadas en unas estructuras, a 5 profundidades diferentes (Fig. 3.7), correspondientes a la profundidad del agua vertida en su interior. Permanecerán en incubación un periodo de 24 horas, con objeto de integrar los procesos que tienen lugar en la columna de agua a lo largo de un ciclo día-noche. Posteriormente tiene lugar la determinación del oxígeno disuelto en las muestras usando el método Winkler. Las tasas metabólicas se obtendrán por diferencia en las concentraciones de oxígeno existentes entre las botellas, y la concentración inicial, referidas al intervalo de tiempo transcurrido.

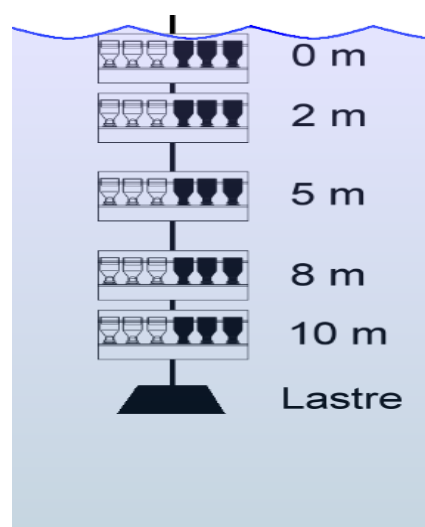


Fig. 3.7. Las estructuras con las botellas se colocan en sus correspondientes profundidades durante 24 horas.

3.4.2. Procedimiento.

Las actividades experimentales para la estimación de las tasas metabólicas de la comunidad planctónica a través del método usado se pueden resumir en tres pasos: la toma de muestras, la incubación “in situ”, y la determinación del oxígeno disuelto en las muestras. Posteriormente se realizan los cálculos para estimar las tasas metabólicas.

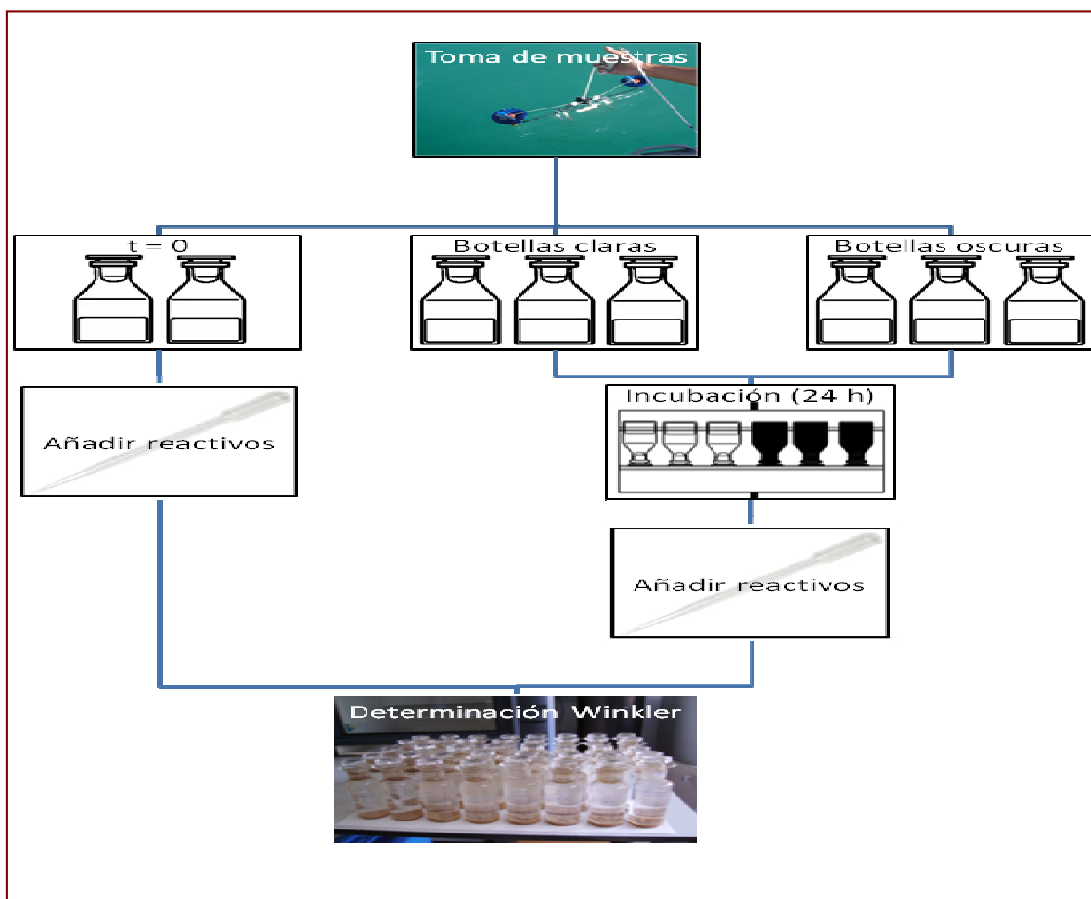


Fig. 3.8. Esquema del procedimiento llevado a cabo para la determinación del oxígeno disuelto. Los procesos desde la toma de muestras hasta la adición de reactivos se llevan a cabo en campo. La determinación Winkler tiene lugar en el laboratorio.

Recogida de las muestras

Durante los muestreos se toman muestras de agua a 0, 2, 5, 8 y 10 metros de profundidad usando una botella Van Dorn. Por cada profundidad se llenan ocho botes tipo Winkler (herméticos y con tapón esmerilado, y previamente taradas para conocer el volumen exacto que albergan). Se debe evitar la agitación para que el intercambio de oxígeno con la atmósfera sea mínimo. Además se debe verificar que no existen

pequeñas burbujas en las botellas, generalmente en el cuello, las cuales pueden modificar la concentración de oxígeno.

Incubación y fijación de las muestras.

Dos de las botellas son fijadas inmediatamente añadiendo un mililitro de los dos reactivos anteriormente preparados (sección 3.4.3.3). Tras la adición de reactivos, las botellas deben agitarse. Se anota la “hora de inicio”. Tres botellas se cubren con plástico negro opaco, y se colocan, junto con las otras tres botellas sin cubrir, en unas estructuras de metacrilato

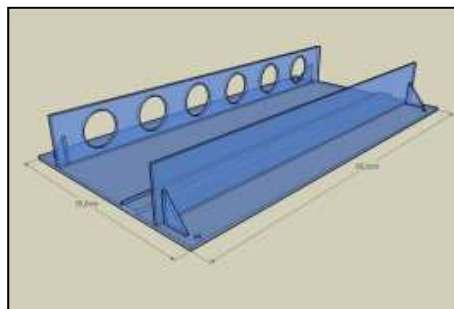


Fig. 3.9. Estructuras de metacrilato diseñadas expresamente para este experimento.

diseñadas específicamente para este experimento (Fig. 3.9). Las estructuras se sumergen, cada una a la profundidad correspondiente a las muestras depositadas en las botellas (Fig. 3.7). En este momento se anota la “hora de puesta”. Tras 24 horas, las estructuras son retiradas y se añade un mililitro de cada reactivo a cada botella, agitando posteriormente. Se anota la correspondiente “hora de fin”. Durante las siguientes horas se determina la concentración de oxígeno en cada una de ellas mediante el método Winkler.

Determinación de la concentración de oxígeno disuelto.

En las horas posteriores al fin de la incubación se deben determinar las concentraciones de oxígeno disuelto contenido en cada muestra. Para ello se usa un equipo Titrand 808 con dosificador, al que se introducen los datos del volumen exacto de muestra. Mediante una valoración potenciométrica, el aparato determina el volumen de tiosulfato necesario para alcanzar el punto final de la valoración, y a partir de este dato y el volumen de muestra proporciona la concentración de oxígeno disuelto en cada muestra (sección 3.4.3.1).

Tratamiento de los datos. Cálculos e hipótesis

Cuando se dispone de las concentraciones de oxígeno para todas las réplicas, se determinan los valores medios, así como el error estándar para cada uno de ellos. Haciendo uso de los valores medios, obtenemos las tasas metabólicas y sus correspondientes errores a partir de las relaciones adecuadas:

$$SE = \frac{SD}{\sqrt{n}} \qquad SE_{x+y} = \sqrt{SE_x^2 + SE_y^2}$$

SE: error estándar. **SD:** desviación estándar. **n:** número de réplicas.

Con objeto de usar posteriormente los datos obtenidos para establecer balances de carbono, los datos correspondientes a mgO₂/l son transformados a μmolO₂/l mediante la masa molecular del O₂ (32 g/mol). Las tasas diarias de los diferentes procesos se calcularon a partir de sus concentraciones en μmolO₂/l y el intervalo de tiempo usado (1 día).

Tasa de producción primaria bruta:

$$PPB \left[\frac{\mu\text{molO}_2}{1 \cdot \text{día}} \right] = \frac{[O_2]_{\text{claras}} - [O_2]_{\text{oscuras}}}{1 \text{ día}}$$

Para proceder a la estimación de la producción primaria bruta a partir de este método, debemos considerar la hipótesis de que las tasas de respiración durante el día y la noche son iguales. Como se explicará posteriormente, esta hipótesis no se cumple en la totalidad de los casos. También se obviará la limitación de nutrientes, el efecto botella (proliferación de bacterias asociadas a las paredes del recipiente), así como el diferente efecto de la turbulencia dentro y fuera de las botellas.

Tasa de producción neta del ecosistema:

$$NEP \left[\frac{\mu\text{molO}_2}{1 \cdot \text{día}} \right] = \frac{[\text{O}_2]_{\text{claras}} - [\text{O}_2]_{t=0}}{1 \text{ día}}$$

Con el método usado, la producción neta del ecosistema es la tasa biológica que podemos determinar con mayor fiabilidad, ya que en ella se integran los procesos que tienen lugar en la columna de agua a lo largo del día.

Tasa de respiración oscura del ecosistema.

$$RE \left[\frac{\mu\text{molO}_2}{1 \cdot \text{día}} \right] = \frac{[\text{O}_2]_{t=0} - [\text{O}_2]_{\text{oscuras}}}{1 \text{ día}}$$

Es preciso destacar que mediante este método se obtiene únicamente la respiración en oscuridad. Como se discutirá más adelante, ésta suele tener un valor menor a la que tiene lugar durante la fase de luz, aunque no siempre sucede de esta manera.

Tras obtener las tasas metabólicas de la comunidad planctónica en términos de oxígeno generado o consumido, se aplican los correspondientes conversores para obtener dichas estimaciones en términos de carbono. El cociente fotosintético tiene un valor medio de 1,2; mientras que el cociente respiratorio se encuentra generalmente en torno a 1 (Wetzel y Likens, 2000).

$$PQ = 1,2 \frac{\text{moles O}_2 \text{ liberados}}{\text{moles CO}_2 \text{ fijados}} \qquad RQ = 1 \frac{\text{mol O}_2 \text{ consumido}}{\text{mol CO}_2 \text{ liberado}}$$

Debido a que estos valores resultan promediados de numerosos estudios realizados por una gran cantidad de autores, se ha preferido la representación de los resultados en términos de oxígeno, resultando éstas más exactas. Se han considerado las tasas estimadas tras emplear los cocientes fotosintéticos para cuantificar el balance general de carbono en los sistemas estudiados.

3.4.3. El método WINKLER.

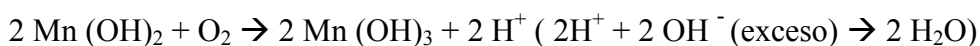
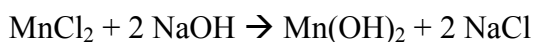
El método Winkler consiste en una valoración iodométrica para estimar la concentración de oxígeno disuelto en las muestras de agua.

3.4.3.1. Fundamento del método WINKLER

La determinación del oxígeno disuelto en la muestra tiene lugar en tres fases:

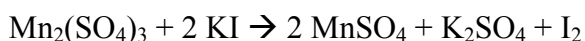
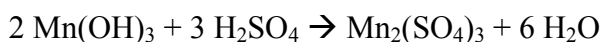
Fijación en medio alcalino

En el momento adecuado, las muestras se fijan añadiendo dos reactivos preparados previamente (sección 3.4.3.3), produciéndose dos reacciones consecutivas. En la primera se forma el hidróxido de manganeso (II); éste reacciona con el oxígeno y se oxida, formándose hidróxido de manganeso (III), con apariencia de un precipitado coloreado. Los protones liberados se neutralizan debido al medio fuertemente básico en el que discurre la reacción.



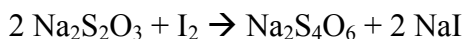
Acidificación

Momentos antes a la valoración, se añade a la muestra 1 ml de ácido sulfúrico. La acidificación del medio y la presencia de iones ioduro provocan que el manganeso (III) vuelva a reducirse a manganeso (II), y que el ioduro se oxide produciendo iodo, en una proporción similar a la que originalmente había de oxígeno disuelto.



Valoración

La valoración se realiza con tiosulfato sódico. El equipo detiene la valoración en el punto final mediante potenciometría. En ese momento la disolución se vuelve totalmente transparente e incolora.



El **volumen de tiosulfato** sódico utilizado y el **volumen de la muestra** permiten conocer, mediante una operación implementada en el equipo, la **concentración de oxígeno** en mg/l directamente:

$$\text{Concentración O}_2 \left[\frac{\text{mgO}_2}{\text{l}} \right] = \frac{\text{Vol}_{\text{tiosulfato}} [\text{ml}] \cdot 0,4 \left[\frac{\text{mgO}_2}{\text{ml}_{\text{tiosulfato}}} \right] \cdot 1000 \left[\frac{\text{ml}}{\text{l}} \right]}{(\text{Vol}_{\text{muestra}} - 2) [\text{ml}]}$$



$$\text{Concentración O}_2 \left[\frac{\text{mgO}_2}{\text{l}} \right] = \frac{400 \cdot \text{Vol}_{\text{tiosulfato}} (\text{ml})}{\text{Vol}_{\text{muestra}} (\text{ml}) - 2}$$

NOTA: el valor 0,4 (mgO₂ por ml de tiosulfato) sólo es válido si se usa un valorante con una concentración 0,05 M. El valor 2 del denominador tiene su origen en el mililitro de cada reactivo añadido a las botellas.

3.4.3.2. Componentes del equipo

- Titrande 808 con dosificador. Programa informático Tiamo, versión 1.2.
- Electrodo doble platino 6.039.100 con cable de electrodo 6.2104.020.
- Agitador Magnético Stirrer 801; imanes agitadores.
- Botes tipo Winkler con cuello y tapón esmerilados para un mejor sellado.

3.4.3.3. Reactivos

- Reactivo 1: 400 g de $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ en 1 L de agua milli-Q.
- Reactivo 2: 150 g de KI y 500 g de NaOH en 1 L de agua milli-Q.
- Solución ácida de H_2SO_4 puro.
- Valorante: tiosulfato sódico 0,05 M.

4. Resultados y discusión.

4.1. Disponibilidad de luz

4.1.1. Coeficiente de atenuación vertical de la luz

Los datos proporcionados por el radiómetro han sido sometidos a un ajuste, con el objeto de estimar los correspondientes parámetros relativos a la atenuación de la luz con la profundidad. La irradiancia disminuye de forma exponencial en función de la profundidad, según la Ley de Beer-Lambert.

$$I_z = I_0 \cdot e^{-k \cdot z}$$

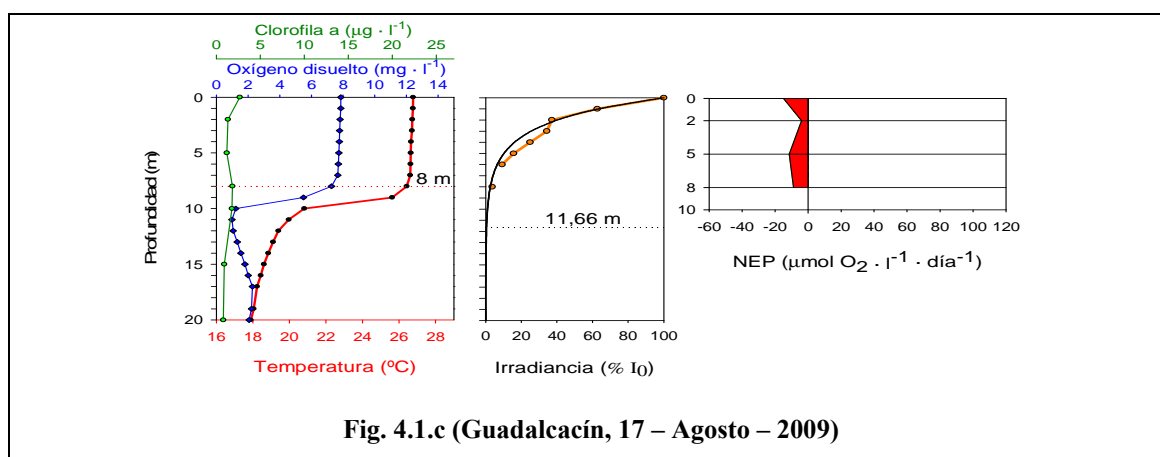
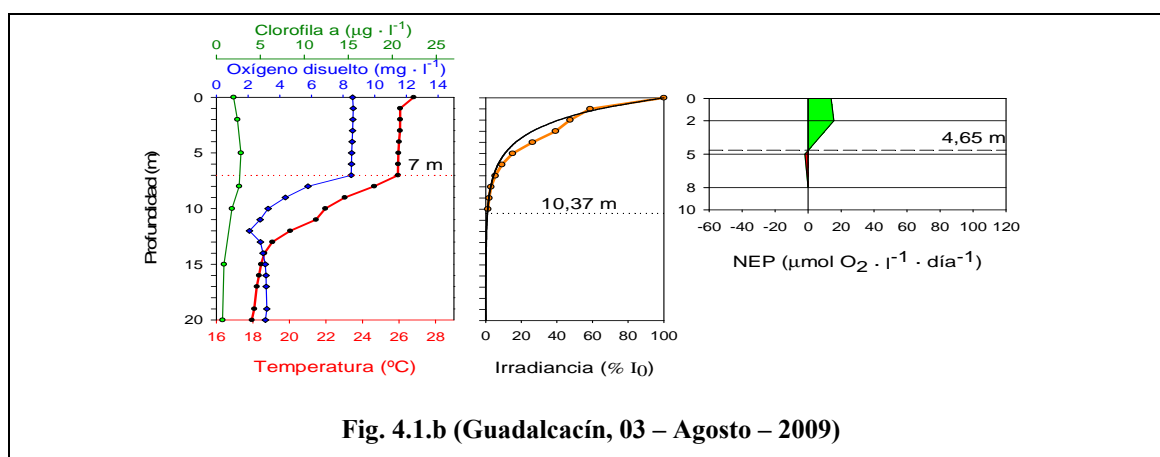
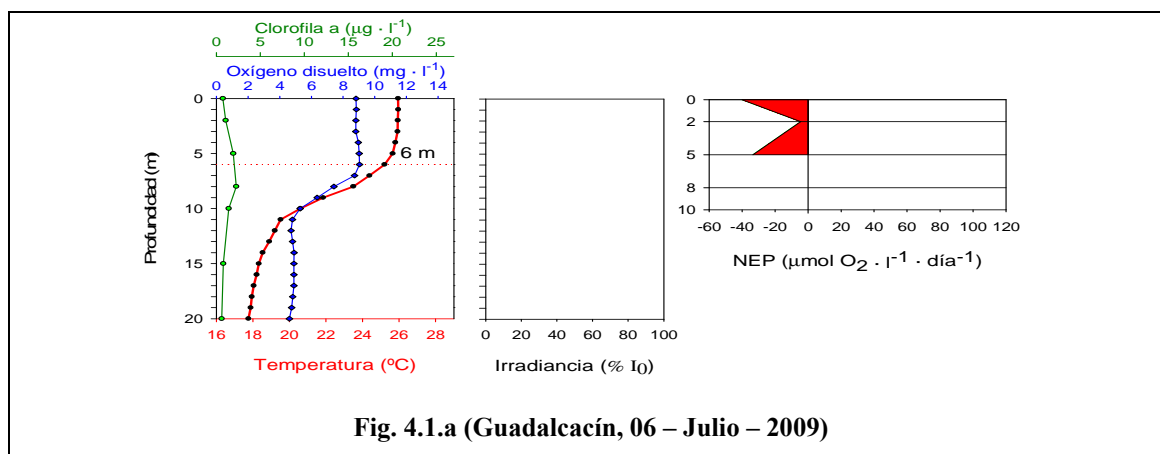
I_z : irradiancia correspondiente a la profundidad **z** . **I_0** : irradiancia incidente sobre la superficie. **k** : coeficiente de atenuación vertical. **z** : profundidad.

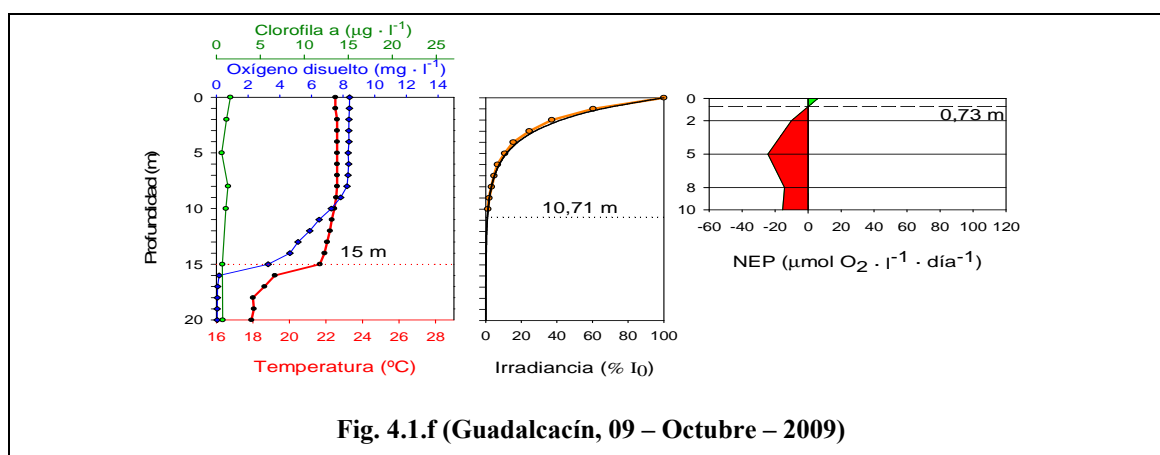
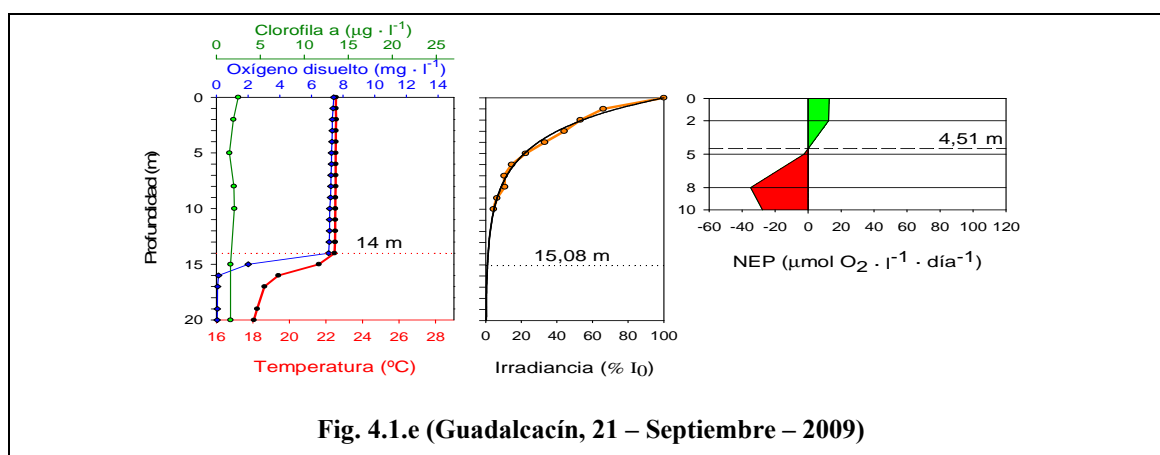
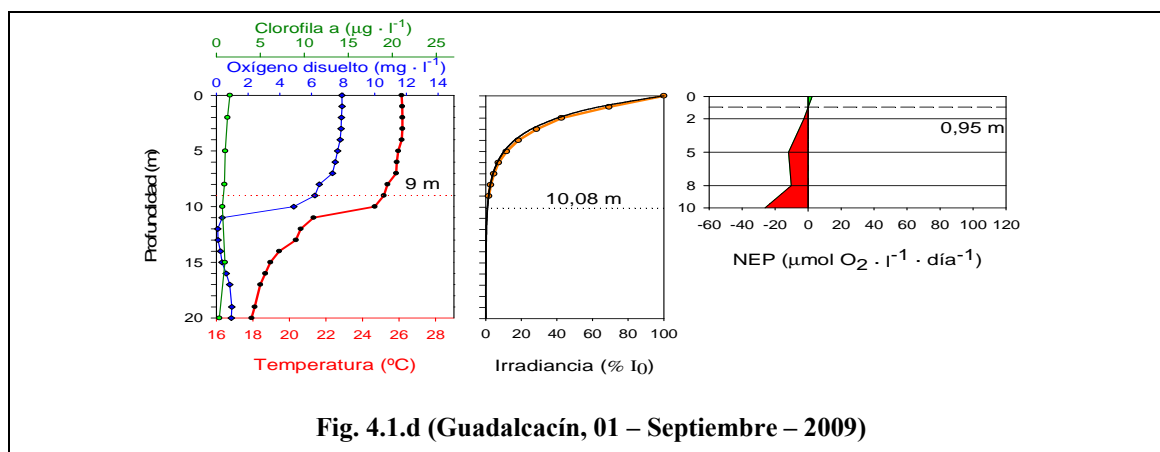
Esta relación no es perfecta en aguas naturales (Wetzel y Likens, 2000), ya que el coeficiente de atenuación es constante a una determinada longitud de onda, mientras que la irradiancia medida es el conjunto de diferentes longitudes de onda, en el rango de la radiación fotosintéticamente activa “PAR” (400-700 nm). Además los diversos componentes de la masa de agua (fitoplancton, gilvin, material particulado y el agua misma entre otros) absorben y dispersan la luz de forma diferente. Es necesario tener en cuenta estos factores para una correcta interpretación de los resultados.

Los coeficientes de atenuación vertical obtenidos nos permiten calcular la profundidad que alcanza la zona eufótica, es decir, la profundidad a la que llega el 1% de la irradiancia que incide sobre la superficie. De acuerdo con la relación de Beer-Lambert:

$$z(1\% I_0) = z_{eu} = (\ln (1/100)) / k = 4,605 / k$$

Las profundidades calculadas correspondientes al espesor de la capa eufótica aparecen representadas en las Fig. 4.1 y 4.2.





Figs 4.1.a-f. Representación de los perfiles obtenidos en Guadalacacín, relativos a la temperatura (rojo), oxígeno (azul), clorofila a (verde), irradiancia medida (naranja) y ajustada (negro), y producción neta del ecosistema (área roja: NEP negativa; área verde: NEP positiva). Límite de la capa de mezcla (línea punteada roja), límite de la zona eufótica (línea punteada negra) y profundidad crítica (línea negra a trazos).

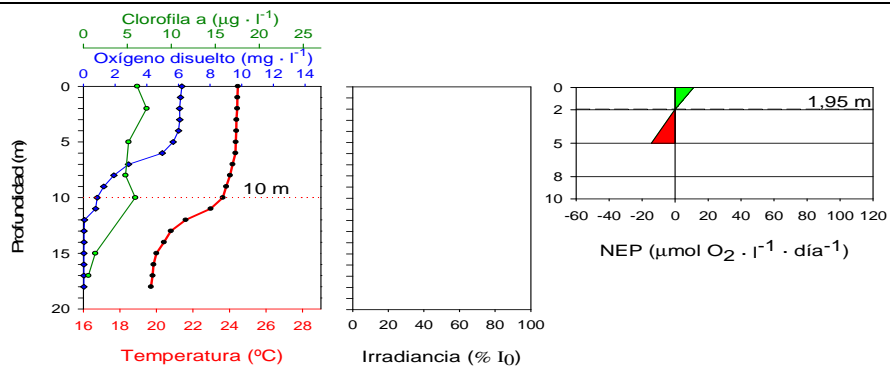


Fig. 4.2.a (Bornos, 08 – Julio – 2009)

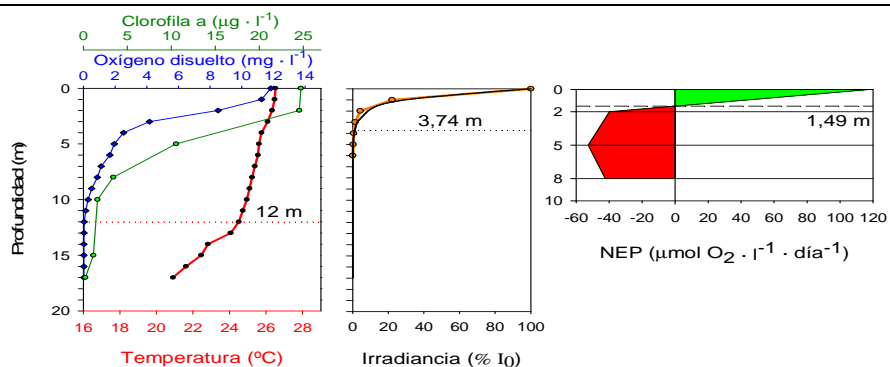


Fig. 4.2.b (Bornos, 06 – Agosto – 2009)

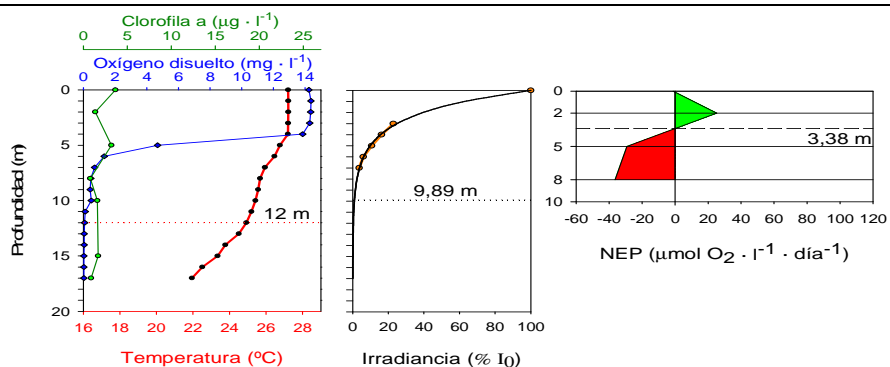


Fig. 4.2.c (Bornos, 19 – Agosto – 2009)

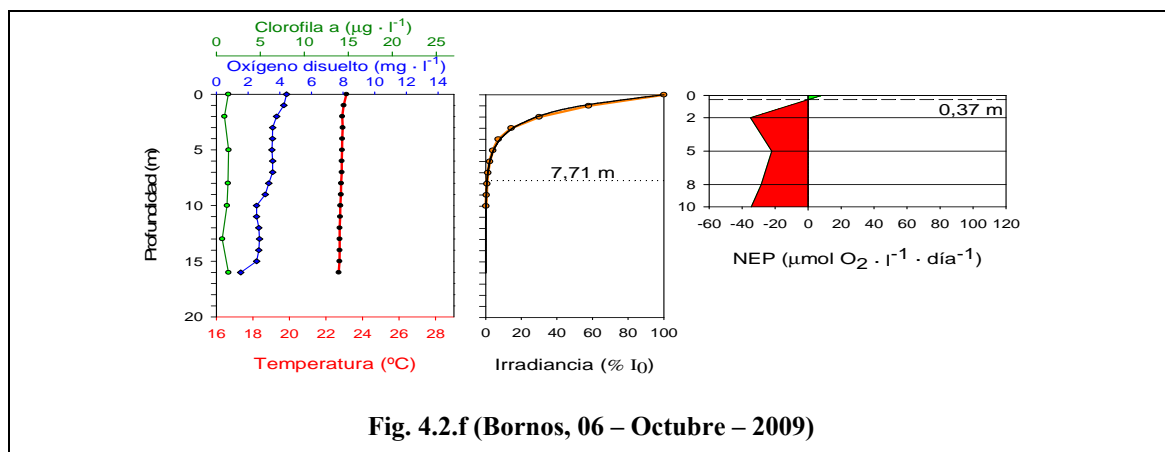
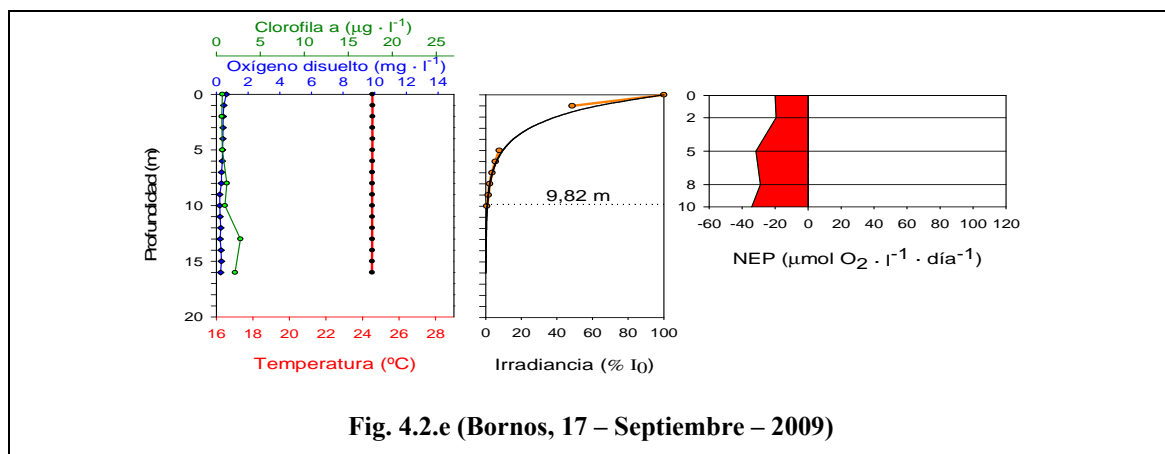
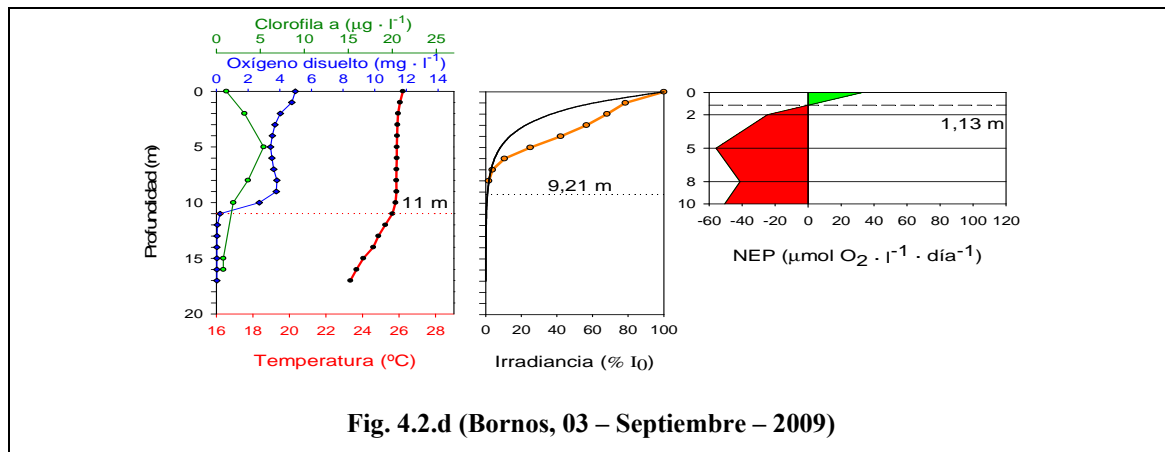


Fig.s 4.2.a-f. Representación de los perfiles obtenidos en Bornos, relativos a la temperatura (rojo), oxígeno (azul), clorofila a (verde), irradiancia medida (naranja) y ajustada (negro), y producción neta del ecosistema (área roja: NEP negativa; área verde: NEP positiva). Límite de la capa de mezcla (línea punteada roja), límite de la zona eufótica (línea punteada negra) y profundidad crítica (línea negra a trazos).

4.1.2. Análisis de los resultados

En la mayoría de los casos los datos se han ajustado bien al perfil teórico, mientras que en algunos el ajuste no ha sido tan exacto (Fig. 4.1.b; 4.1.c; 4.2.d). Excepto en alguna ocasión, los coeficientes de atenuación obtenidos en los distintos muestreos son relativamente constantes para cada embalse. Los mayores coeficientes se dan en Bornos (Tabla 4.1) debido a las características eutróficas de este sistema.

Tabla 4.1. Valores del coeficiente de atenuación (k), junto con la profundidad del disco de Secchi (S) correspondiente, además el producto de ambos (A).

Guadalcacín				Bornos			
Muestreo	k (m ⁻¹)	S (m ⁻¹)	A = k·S	Muestreo	k (m ⁻¹)	S (m ⁻¹)	A = k·S
03-Ago	0,447	2,43	1,085	06-Ago	1,231	1,78	2,191
17-Ago	0,395	2,54	1,003	19-Ago	0,466	2,33	1,085
01-Sep	0,457	2,81	1,283	03-Sep	0,500	2,64	1,320
21-Sep	0,305	3,08	0,940	17-Sep	0,469	3,27	1,533
09-Oct	0,430	4,62	1,987	06-Oct	0,630	3,16	1,989

En un muestreo la irradiancia ha mostrado la aparente aparición de dos pendientes diferentes, en relación a la profundidad, presentando un mayor coeficiente de atenuación a partir de los 4 metros (Fig. 4.3). La causa de este cambio se puede deber a una distribución vertical de fitoplancton altamente heterogénea y más concretamente un incremento de la concentración de clorofila que tiene lugar a esas profundidades (Fig. 4.2.d).

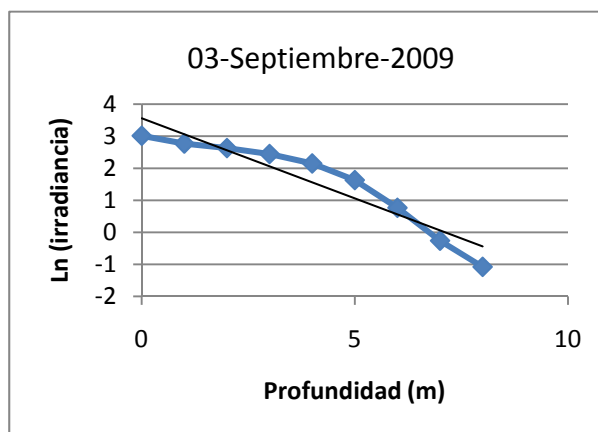


Fig. 4.3. Variación del logaritmo neperiano de la irradiancia en función de la profundidad durante un muestreo en el embalse de Bornos.

4.1.3. Relación con el disco de Secchi

Tras obtener los coeficientes de atenuación para cada uno de los casos, se ha explorado la correspondencia entre éstos y la transparencia medida con un disco de Secchi.

Diversas publicaciones han tratado el producto del coeficiente de atenuación vertical de la luz por la profundidad de visión del disco de Secchi como una constante adimensional (A). En embalses, dicha constante toma un valor general en torno a 2,3 (Margalef et al., 1976). En este estudio toma valores inferiores, generalmente entre 1 y 1,5 (Tabla 4.1; Fig. 4.4). En una ocasión presenta un valor cercano a los publicados (Tabla

4.1, 06 - Agosto), coincidiendo un elevado coeficiente de atenuación vertical y una transparencia menor, con una alta concentración de clorofila y elevada producción primaria (Fig. 4.2.b). Las variaciones en el valor de “ A ” pueden tener su origen en la predominancia de los diferentes componentes presentes en la masa de agua. Se hace necesario el uso de un espectrorradiómetro, que es capaz de discriminar las diferentes longitudes de onda, para conocer la importancia relativa de cada componente.

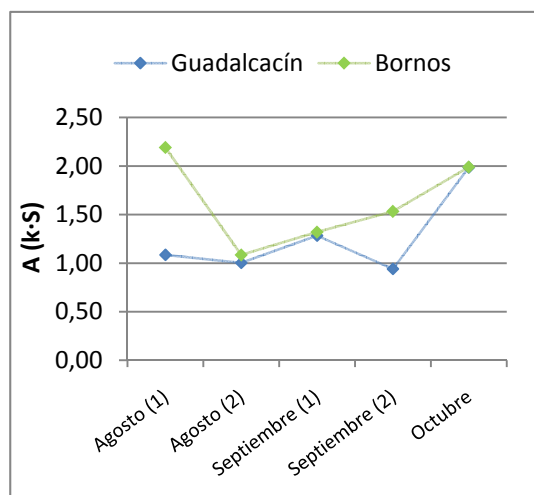


Fig. 4.4. Valores del producto del coeficiente de atenuación vertical por la transparencia, durante los muestreos en ambos embalses.

4.2. Análisis de los resultados obtenidos por el método Winkler

A partir de la concentración de oxígeno disuelto en todas las réplicas, es posible obtener una aproximación sobre la variabilidad que presenta el método seleccionado. La Tabla 4.2 representa los valores promediados de las desviaciones estándares y los coeficientes de variación relativos a las concentraciones de oxígeno disuelto, promediados para cada caso.

Tabla 4.2. Valores promediados, correspondientes a las desviaciones estándares y los coeficientes de variación, de las concentraciones de oxígeno disuelto obtenidas por el método Winkler, para las diferentes situaciones y para ambos embalses. t=0: concentraciones iniciales. CL: botellas claras. OS: botellas oscuras.

	Guadalcacín		Bornos	
	SD	Coef. variación	SD	Coef. variación
t=0	0,054	1,015 %	0,210	5,160 %
CL	0,247	3,323 %	0,319	9,390 %
OS	0,380	5,043 %	0,222	11,721 %

La menor variabilidad en las botellas de tiempo 0 se debe a la exclusión de los procesos biológicos que tienen lugar a lo largo de las 24 horas que dura la incubación del resto de las botellas, e introducen una variabilidad adicional.

En el caso de las botellas claras y oscuras pertenecientes a Bornos se observa un claro aumento en el coeficiente de variación, en torno a un 6%, respecto a las mismas en Guadalcacín. Esta mayor variabilidad puede tener su origen en la mayor biomasa, y por tanto mayor intensidad de los procesos fisiológicos que tienen lugar, al ser Bornos un embalse de tipo eutrófico.

En cualquier caso, las desviaciones estándares se encuentran en el rango de las obtenidas en otros estudios basados en el mismo método (Maixandeau et al., 2005).

4.3. Producción primaria bruta, respiración y producción neta del ecosistema

En las Figuras 4.5 y 4.6 se representan los resultados obtenidos de producción primaria bruta (PPB), respiración oscura del ecosistema (DR) y producción neta del ecosistema (NEP) en ambos embalses.

En ambos embalses se observa un predominio generalizado de los procesos de respiración sobre los de fotosíntesis. Este hecho soporta la idea general que sugiere la existencia de aportes alóctonos de carbono orgánico en estos ecosistemas, suficientes para permitir un predominio de la heterotrofia.

En el embalse de Guadalcaçín, los valores de producción primaria bruta son más bajos, sustentándose una parte importante de la respiración en los aportes de carbono orgánico alóctonos que recibe desde su cuenca de captación. Sin embargo, la elevada tasa de respiración en Bornos está soportada, además de los continuos aportes de materia orgánica, en gran parte también por la intensa producción primaria que tiene lugar en las capas superficiales

En cuanto a las variaciones temporales que pueden observarse, Guadalcaçín presenta una mayor homogeneidad a lo largo del periodo estudiado. Esta homogeneidad puede deberse fundamentalmente al menor rango de variabilidad temporal de los sistemas oligo-mesotróficos respecto a los eutróficos. Así, en Bornos aparece una variabilidad temporal bastante marcada. La dinámica temporal del metabolismo de la comunidad depende principalmente de factores relacionados con el clima y su influencia en la hidrodinámica, como analizaremos en el apartado 4.5.

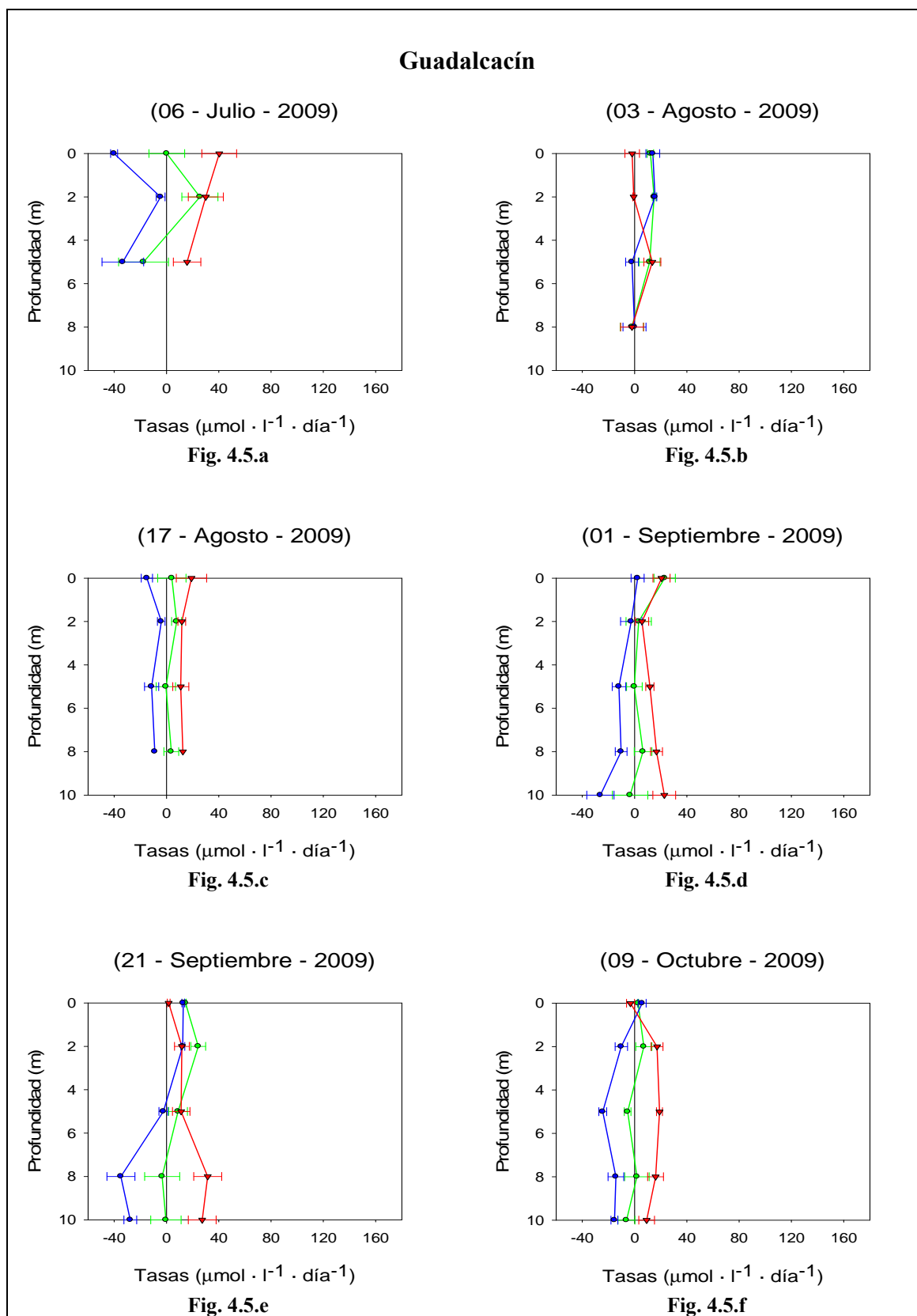


Fig. 4.5.a-f. Tasas de producción primaria bruta (verde), respiración en oscuridad (rojo) y producción neta del ecosistema (azul) en el embalse de Guadalcacín. Todas las tasas están referidas en $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$. Las barras representan el error estándar de las mediciones.

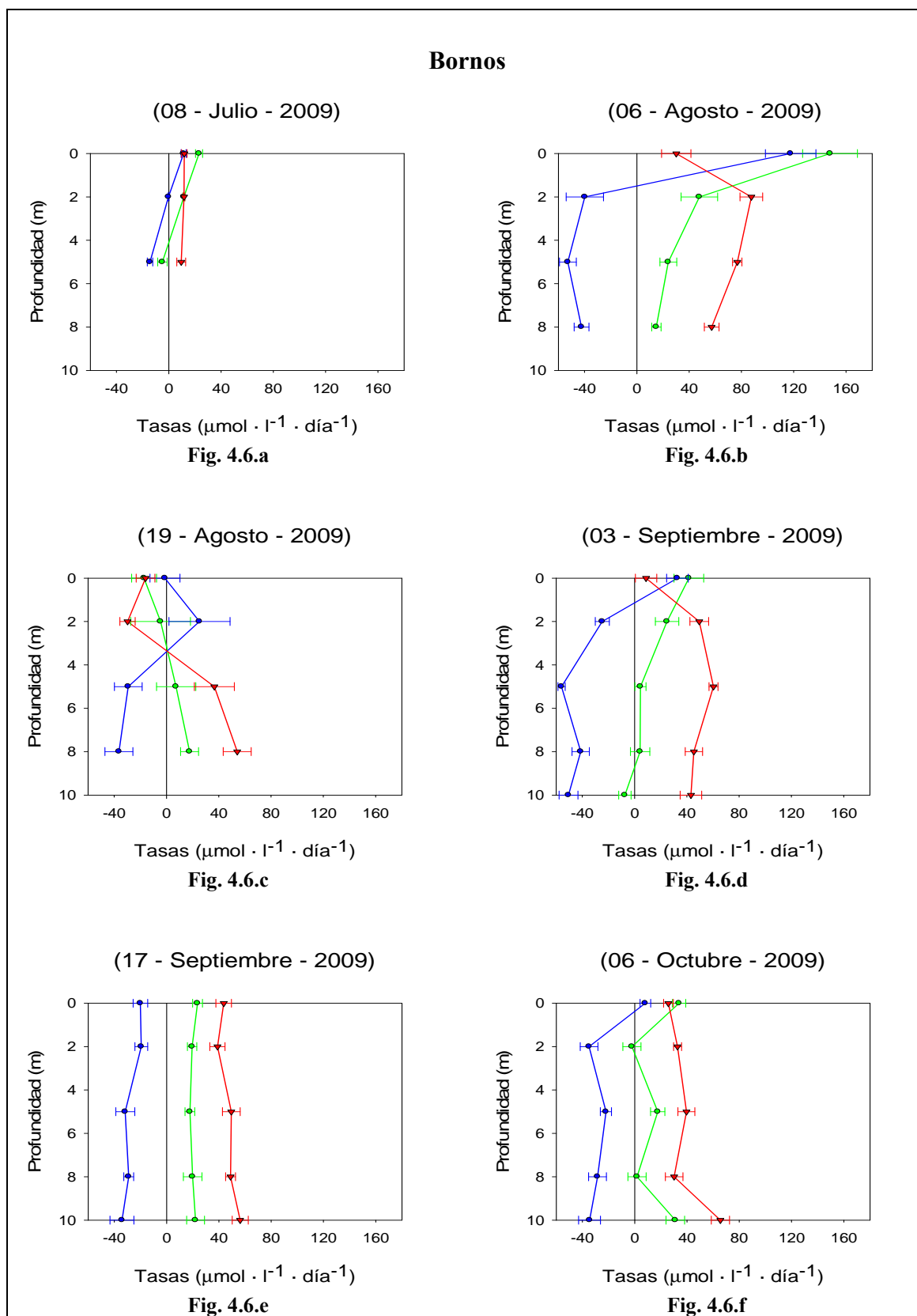


Fig. 4.6.a-f. Tasas de producción primaria bruta (verde), respiración en oscuridad (rojo) y producción neta del ecosistema (azul) en el embalse de Bornos. Todas las tasas están referidas en $\mu\text{molO}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$. Las barras representan el error estándar de las mediciones.

4.3.1. Comentario crítico sobre la metodología

Como se puede observar, se registran casos en los que se obtiene una producción primaria bruta negativa (Fig. 4.5.a; 4.6.a; 4.6.c; 4.6.d). Esta situación es el resultado de obtener una mayor concentración de oxígeno en las botellas oscuras que en las claras, lo que en principio representa un hecho incoherente de acuerdo a las asunciones del método. Este hecho se da fundamentalmente en las muestras correspondientes a mayores profundidades. No obstante, son numerosos los estudios en los que se obtienen resultados semejantes (Ostrom et al., 2005; Kana, 1990; Dugdale y Wallace, 1960).

Analizando las posibles causas de este hecho que se registra de manera general, se puede concluir que tiene su origen en una diferencia en las tasas de respiración en luz y en oscuridad. Varios estudios demuestran que la tasa de respiración en un medio oscuro disminuye, entre otras causas, debido a un descenso en las tasas de crecimiento celular (Grande et al., 1989a). Ésta se relaciona con la irradiancia recibida según una función logarítmica (Falkowski y Owens, 1980). Por tanto, es frecuente encontrar tasas de respiración con luz superiores a la que existe en oscuridad. La metodología usada no permite el cálculo de esta diferencia, que requeriría una determinación basada en el ^{18}O (Grande et al., 1989a; Bender et al., 1987).

Por medio de este análisis, podemos concluir que las tasas de producción primaria bruta y respiración, calculadas por el método de las botellas claras y oscuras se encuentran subestimadas. No obstante, el valor calculado de producción neta del ecosistema (NEP) contempla la totalidad de los procesos y condiciones reales que tienen lugar en la columna de agua, proporcionando de este modo un valor preciso del balance de oxígeno que se registra a lo largo de un ciclo diario completo.

En un caso se observan tasas de respiración negativas (Fig. 4.6.c), junto a tasas negativas de producción primaria bruta, con valor absoluto relativamente alto. Este hecho no se relaciona con los casos anteriores, llevando a suponer que ha existido algún problema relacionado con las botellas oscuras. En este caso, el valor de la producción neta del ecosistema se considera correcto, ya que estas botellas no intervienen en su cálculo.

4.4. Producción neta del ecosistema en la capa de mezcla

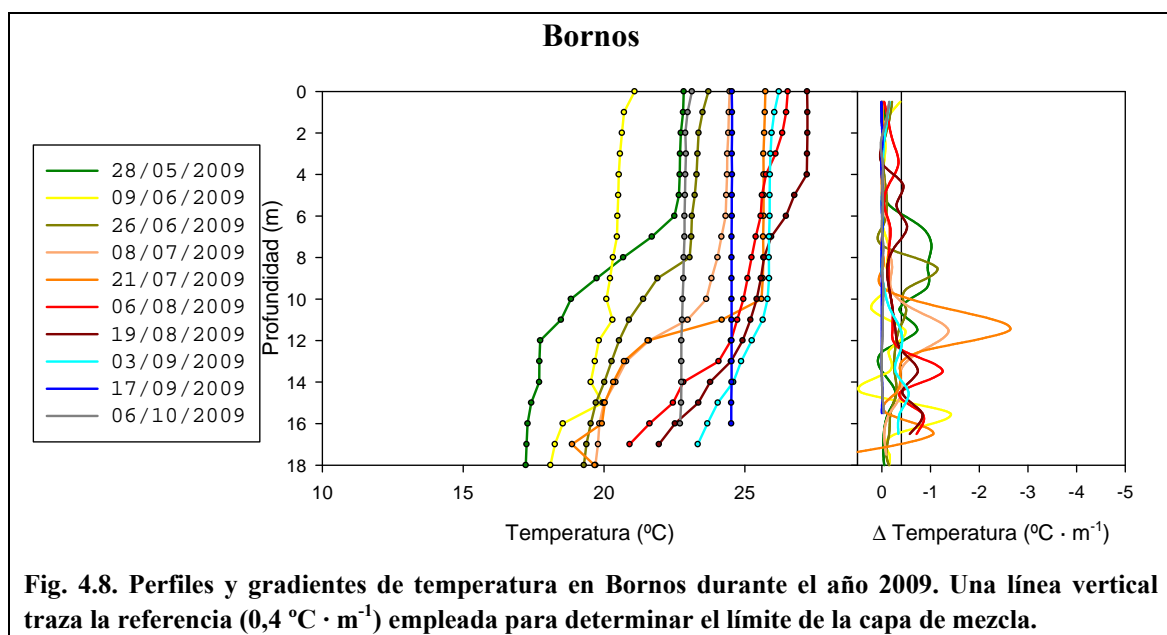
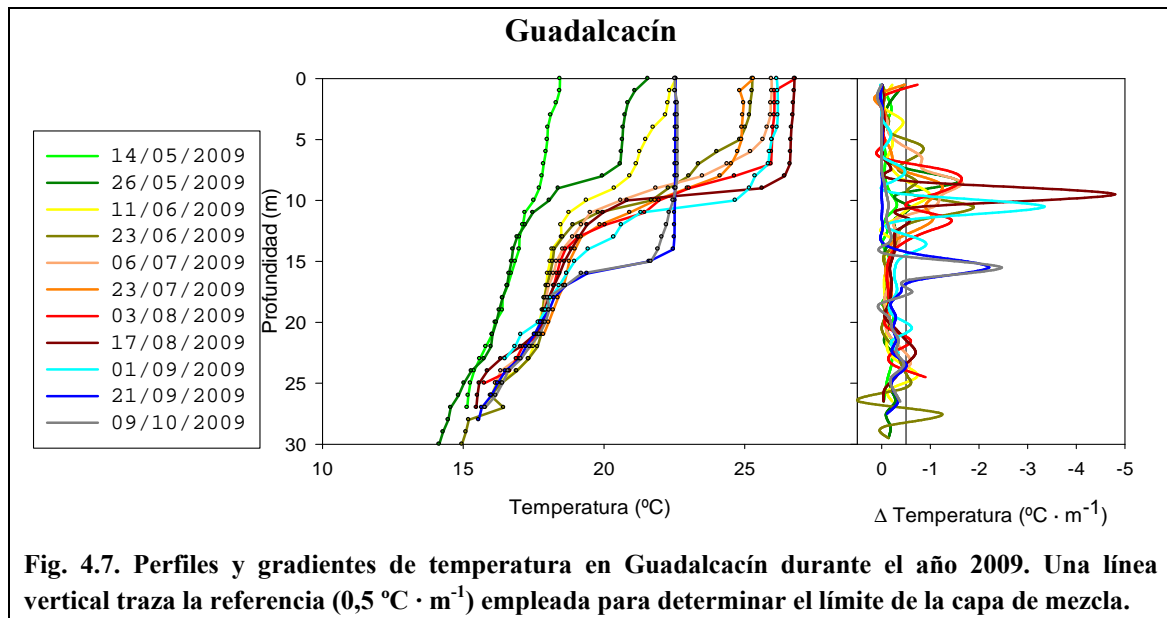
Como objetivo parcial de este estudio se pretende estimar la producción neta de la comunidad planctónica, integrada a lo largo de la capa de mezcla. Para conseguir este objetivo, partiremos de los datos obtenidos de producción neta del ecosistema y los perfiles de temperatura, obtenidos en los sucesivos muestreos.

4.4.1. Determinación del espesor de la capa de mezcla

Inicialmente se considera como criterio para establecer el espesor de la capa de mezcla la profundidad a la que se presenta un gradiente de temperatura de $0,5\text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$. Este criterio establecido “a priori” se muestra realmente válido para los datos tomados en Guadalquivir, donde las zonas de gradiente térmico son muy patentes. En este embalse aparece una termoclina bien definida en la mayoría de los casos (Fig. 4.7), que se va desplazando hacia una mayor profundidad a medida que se acerca la situación de mezcla otoñal. Esta caracterización de la capa de mezcla se refuerza al observar los datos correspondientes a oxígeno disuelto, medidos por la sonda multiparamétrica, cuyo máximo gradiente suele coincidir en el espacio y en el tiempo con la posición de la termoclina (Fig. 4.1).

Por el contrario, en el embalse de Bornos se observa con frecuencia un cierto gradiente continuo de decremento de la temperatura a lo largo de toda la columna de agua (Fig. 4.2). El criterio que se considera más adecuado para definir la profundidad de la capa de mezcla en este caso es un descenso de $0,4\text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$. En algunos casos se observan gradientes relativamente elevados a pocos metros de profundidad, para luego estabilizarse, y posteriormente presentar otro gradiente fuerte (Fig. 4.8). El primer gradiente superficial tiene un carácter variable a lo largo de los muestreos realizados, lo que lleva a suponer que se trata de una termoclina secundaria, probablemente diaria, que depende de las condiciones meteorológicas a corto plazo. El segundo gradiente profundiza a medida que pasa el verano, siendo el comportamiento típico de la termoclina estacional. Esta diferencia con respecto al embalse de Guadalquivir puede estar relacionada con su mayor protección al forzamiento del viento, que genera una mezcla vertical menos intensa. Está ampliamente demostrado que variaciones en la

exposición al viento generan tanto diferencias en sus propiedades físicas como en su funcionamiento biogeoquímico (ej. Gorham y Boyce, 1989).



4.4.2. Integración de la NEP en la capa de mezcla

Una vez obtenidos los espesores de la capa de mezcla correspondientes a cada muestreo, se procedió a integrar los datos de producción neta del ecosistema obtenidos. Se utilizó una integración de tipo trapezoidal, la cual se suele utilizar en casos donde se dispone de datos discretos de producción (Bender et al., 2000; Kiddon et al., 1995). Este cálculo proporciona la producción neta del ecosistema diaria que tiene lugar por unidad de superficie (Tablas 4.1 y 4.2). El resultado puede presentarse en términos de oxígeno liberado en la fotosíntesis o usado en respirar la materia orgánica ($\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$), o bien, tras ser aplicados los correspondientes cocientes (cociente fotosintético: $\text{PQ} = 1,2 \text{ molO}_2/\text{molCO}_2$; cociente respiratorio: $\text{RQ} = 1 \text{ molCO}_2/\text{molO}_2$), como carbono fijado por el proceso fotosintético, o liberado por respiración ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). En los casos en que no se dispone de datos hasta la profundidad de mezcla, se estima una producción igual a la existente en la profundidad máxima de la que se tiene información, ya que se observa una tendencia hacia la estabilización en la mayoría de los casos. En las situaciones en las que la mezcla ya ha tenido lugar, se considerará toda la columna de agua como capa de mezcla.

Se observa un predominio de la heterotrofia en ambos embalses. Aunque en Bornos predomina la autotrofia a pocos metros de profundidad, esta producción se ve compensada con una alta tasa de respiración en niveles más profundos. Esta situación puede deberse a los aportes de material orgánico que recibe de los vertidos antropogénicos. Guadalcaçín muestra en una ocasión un balance de CO_2 neto negativo (Tabla 4.1, 03 - Agosto), ya que, a pesar de presentar una baja producción primaria, los procesos respiratorios son aún menos importantes.

En cuanto al papel de los embalses estudiados dentro del ciclo del carbono, se reafirma el hecho de que éstos se comportan como fuentes de carbono a la atmósfera durante el periodo estudiado, en base al carácter heterotrófico que presentan en la mayoría de los casos. De acuerdo a los modelos publicados (Hanson et al., 2004), no cabría la posibilidad de que los sistemas estudiados se comporten como sumideros de carbono en las condiciones actuales, ya que, para que esto ocurra deberían tener un carácter autotrófico, además de unas tasas de sedimentación relativamente altas, superiores al flujo que tiene lugar hacia la atmósfera.

4.4.3. Relación entre la capa eufótica y la capa de mezcla

El cociente entre las profundidades correspondientes a la capa eufótica y la capa de mezcla (z_{eu}/z_{mix}) permite establecer relaciones basadas en las propiedades físicas que caracterizan a la columna de agua. Si este cociente resulta menor a 1 ($z_{eu} < z_{mix}$), los organismos fitoplanctónicos se encontrarán ocasionalmente dentro de la capa afótica, pudiendo afectar en mayor o menor medida a la biomasa, producción y composición del fitoplancton (Reynolds et al., 1983b). Esta situación potencia las tasas de respiración del ecosistema frente a las de producción (Reynolds, 1984), ya que los procesos fotosintéticos se encuentran limitados por luz. Por tanto, se genera un balance que favorece el consumo de O_2 y la liberación de CO_2 al medio acuático. Por el contrario, si este cociente es mayor a 1, nos indica que la capa eufótica es mayor a la capa de mezcla, provocando que los organismos permanezcan confinados en una zona con mayor cantidad de luz, favoreciendo los procesos fotosintéticos y con ello la fijación de CO_2 del medio.

Se puede observar que en el embalse de Bornos, esta relación toma valores generalmente menores a 1 (Tabla 4.4). En estos casos tiene lugar una liberación de dióxido de carbono mayor respecto a la situación opuesta, que se da frecuentemente en Guadalcacín (Tabla 4.3), donde tiene lugar una liberación de dióxido de carbono menor.

Tabla 4.3. Valores correspondientes al espesor de la capa de mezcla (z_{mix}), capa eufótica (z_{eu}) y producción neta del ecosistema integrada en la capa de mezcla (NEP) en el embalse de Guadalcacín, en términos de oxígeno y de dióxido de carbono. Valores positivos: liberación neta al medio. Valores negativos: retirada neta desde el medio.

Guadalcacín					
Fecha	z_{mix} (m)	z_{eu} (m)	z_{eu}/z_{mix}	NEP ($mmol O_2 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	NEP ($mmol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)
06/07/2009	6	N/D	N/D	-134,839	138,198
03/08/2009	7	10,31	1,473	47,362	-33,847
17/08/2009	8	11,66	1,458	-72,372	77,071
01/09/2009	9	10,08	1,120	-69,330	76,695
21/09/2009	14	15,08	1,077	-188,761	204,009
09/10/2009	15	10,71	0,714	-220,753	216,033

Tabla 4.4. Valores correspondientes al espesor de la capa de mezcla (z_{mix}), capa eufótica (z_{eu}) y producción neta del ecosistema integrada en la capa de mezcla (NEP) en Bornos, en términos de oxígeno y de dióxido de carbono. *Mezcla completa. Valores positivos: liberación neta al medio. Valores negativos: retirada neta del medio.

Bornos					
Fecha	z_{mix} (m)	z_{eu} (m)	z_{eu}/z_{mix}	NEP ($\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$)	NEP ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$)
08/07/2009	10	N/D	N/D	-82,583	86,009
06/08/2009	12	3,74	0,312	-372,958	443,219
19/08/2009	12	9,89	0,824	-225,716	240,874
03/09/2009	11	9,21	0,837	-400,305	419,133
17/09/2009	17*	9,82	0,578	-509,157	567,932
06/10/2009	17*	7,31	0,430	-491,730	547,522

Existe una correlación directa entre este cociente y la producción neta del ecosistema (Fig. 4.9). La relación es estadísticamente significativa a un nivel de confianza del 99% ($p = 0,0033$). Por lo general, a medida que el espesor de la capa eufótica se incrementa en relación con la capa de mezcla, la producción de oxígeno por fotosíntesis alcanza mayor importancia que el consumo de éste a través de la respiración. En la situación en que la relación z_{eu}/z_{mix} alcanza su valor más alto, tiene lugar un balance neto de oxígeno positivo.

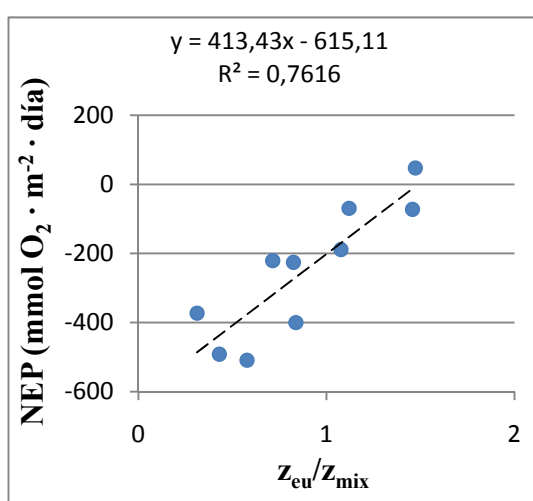


Fig. 4.9. Relación entre la producción neta del ecosistema y el cociente capa eufótica / capa de mezcla.

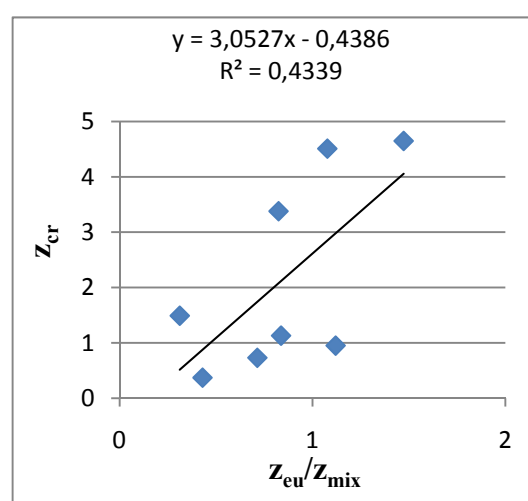


Fig. 4.10. Relación entre la profundidad crítica y el cociente capa eufótica / capa de mezcla.

La profundidad crítica se define como el nivel en el cual se igualan los procesos fotosintéticos y respiratorios, es decir, donde la producción neta del ecosistema es igual a 0. A medida que aumenta la capa eufótica respecto a la de mezcla, la profundidad crítica se va haciendo cada vez mayor. También existió una cierta dependencia de la profundidad crítica respecto a la relación z_{eu}/z_{mix} (Fig. 4.10). A un nivel de confianza del 90% la relación es estadísticamente significativa ($p = 0,0757$).

En resumen, podemos afirmar que, en los dos embalses estudiados, el comportamiento trófico (autotrófico o heterotrófico) depende tanto de la producción primaria que tiene lugar en éstos, así como de los aportes de materia orgánica que reciben de sus respectivas cuencas. De esta forma, en un embalse oligotrófico, que recibe unos aportes moderados como es Guadalcaacín, los organismos liberan al medio acuático una cantidad promedio de **113 mmol CO₂ · m⁻² · día⁻¹** durante el periodo estudiado (resultado de promediar los valores obtenidos en los muestreos realizados) en el epilimnion; mientras que en el embalse de Bornos, claramente eutrófico y receptor de aguas residuales, la liberación neta media de dióxido de carbono en su epilimnion es de **384 mmol CO₂ · m⁻² · día⁻¹** en el mismo periodo.

4.5. Dinámica temporal y posibles mecanismos de control

Para la identificación de los posibles mecanismos de control de la dinámica fitoplanctónica se llevó a cabo una comparación de la variabilidad temporal de la concentración de clorofila y la producción neta con las variables ambientales (velocidad del viento y temperatura del agua) registradas de modo continuo (Fig. 4.11).

Observaciones de la composición de la comunidad fitoplanctónica del embalse de Guadalcaacín muestran una dominancia de especies de cianobacterias, que presentan una flotabilidad positiva mediante el desarrollo de vesículas de gas. En Bornos no se realizaron observaciones pero las condiciones de disponibilidad de luz hacen suponer también una dominancia estival de las cianobacterias. Asimismo, la distribución vertical de clorofila en el periodo de mayor estabilidad de la columna de agua en este embalse, también apunta a una dominancia de cianobacterias flotantes (Fig. 4.2.b). Estos particulares organismos tienen la capacidad de acumularse y crecer rápidamente en el

estrato superior de la columna de agua, siempre y cuando el nivel de turbulencia en este estrato no sea suficiente para dispersar las células fitoplanctónicas hacia estratos más profundos, con menor disponibilidad de luz.

En Guadalcacín, el periodo con menor velocidad del viento se corresponde claramente con las mayores concentraciones de clorofila y la mayor producción de oxígeno en superficie (Fig. 4.11; Fig. 4.1.b; Fig. 4.2.b). Este comportamiento está a menudo asociado con la agregación superficial y crecimiento de las cianobacterias flotantes (Moreno-Ostos et al., 2009). La accesibilidad a los recursos necesarios para la realización de la fotosíntesis (principalmente luz) se facilita en estas condiciones.

En Bornos el papel de viento es menos evidente. La máxima producción se alcanza al principio del seguimiento, el cual corresponde con las primeras fases del calentamiento superficial y el incremento de la estabilidad de la columna de agua. La máxima biomasa fitoplanctónica se alcanza en el siguiente muestreo, cuando aun continúa el calentamiento superficial, pero la disponibilidad de luz y probablemente nutrientes para la realización de la producción primaria ha disminuido considerablemente. En los siguientes muestreos comienza el enfriamiento superficial de la columna aumentando paulatinamente la mezcla vertical por convección. En consecuencia, tanto la producción como la biomasa fitoplanctónica presentan una tendencia decreciente. En este embalse, la habitual calma favorece la accesibilidad al recurso luz por parte de las cianobacterias flotantes y la rápida consecución del máximo de producción fitoplanctónica. Además de las diferencias en las series regionales de velocidad de viento representadas en la fig. 4.11 se deben considerar también la particularidades de cada embalse (y más concretamente de cada estación de muestreo) en relación a su disposición respecto a la dirección de los vientos dominantes.

Se observa cómo la intensidad de mezcla provoca diferencias sobre la dinámica de la producción (Fig.4.11.a, 03 – Agosto; Fig.4.11.b, 06 – Agosto). En un embalse como Guadalcacín, la intensa turbulencia en la capa de mezcla (visible también en los perfiles de temperatura) impide un rápido desarrollo fitoplanctónico. En el caso de un embalse eutrófico y con relativamente baja intensidad de mezcla turbulenta como Bornos, la comunidad fitoplanctónica se desarrolla de forma rápida, llegando a alcanzar

altos valores de biomasa. Esto genera un autoensombrecimiento, causando que las células fitoplanctónicas se encuentren en una situación de limitación por luz.

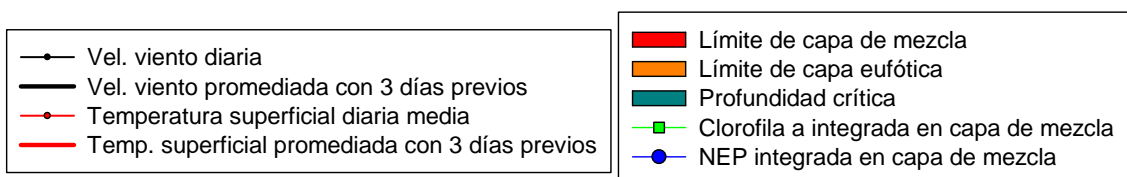
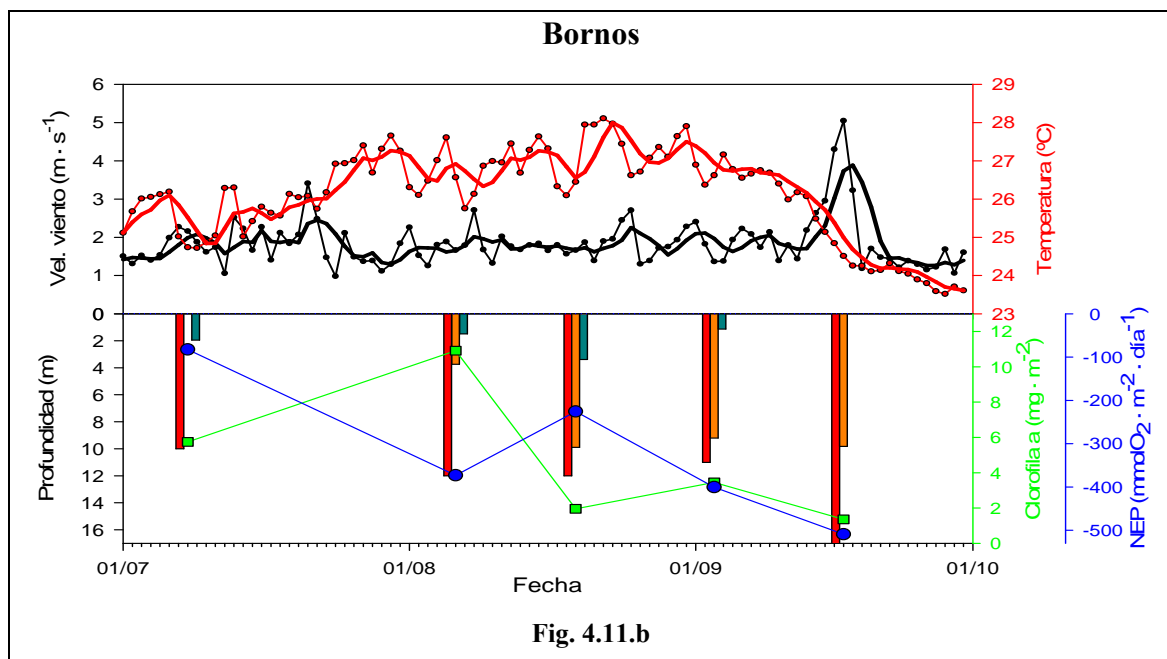
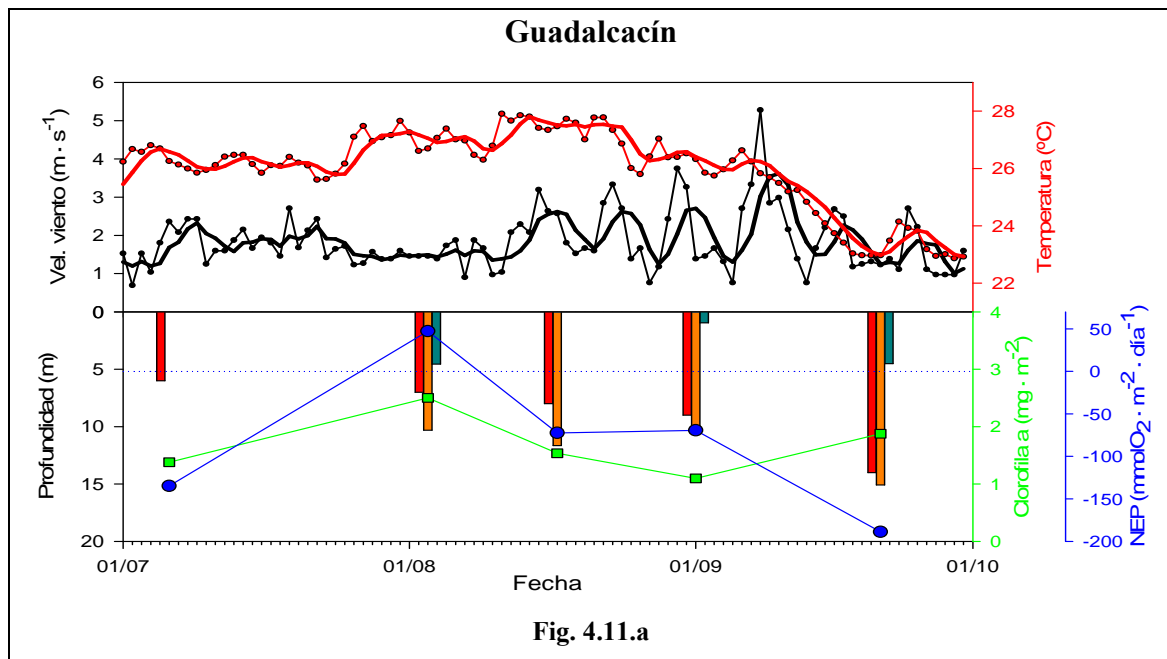


Fig. 4.11.a-b. Efectos de la temperatura y del viento sobre la capa de mezcla, la capa eufótica, profundidad crítica, concentración de clorofila y producción neta del ecosistema en los embalses de Guadalcaacín (a) y Bornos (b).

4.6. Casos particulares

Durante algunos muestreos se han obtenido datos que difieren de las condiciones medias. Estos hechos tienen lugar generalmente en el embalse de Bornos, debido a sus características eutróficas y sometimiento a vertidos sin depurar, junto con su limitada exposición a los vientos en la zona de estudio. En comparación, Guadalquivir presenta una relativa homogeneidad tanto espacial como temporal.

Bornos. 06 – Agosto – 2009: NEP excepcionalmente alta en superficie.

El primer caso a destacar corresponde al día 6 de Agosto (Fig. 4.2.b). Se presenta una concentración de clorofila excepcionalmente alta hasta los primeros 8 metros de profundidad. Este hecho genera elevadas tasas de producción neta del ecosistema (muy por encima de las obtenidas en cualquier otro muestreo) en los primeros metros. Sin embargo, a partir de 1,46 metros de profundidad comienza a predominar la respiración, alcanzando una alta tasa a partir de los 2 metros. A su vez, tanto el coeficiente de atenuación vertical de la luz como la profundidad del disco de Secchi (Tabla 4.1) guardan relación con estas circunstancias, presentando el valor más elevado y el mínimo respectivamente de todos los muestreos realizados. Esta situación podría ser la consecuencia de una importante entrada de nutrientes (fósforo y nitrógeno) al embalse, esta hipótesis por confirmar con el análisis de nutrientes de las muestras recogidas ese día. Otro factor que puede influir en esta situación corresponde con la relativa calma en cuanto al viento. Estas condiciones de calma y limitación por luz generan las condiciones adecuadas para un predominio de las cianobacterias.

Guadalquivir. 03 – Agosto – 2009. NEP positiva.

La única ocasión en que tiene lugar una fijación neta de dióxido de carbono tiene lugar en Guadalquivir (Tabla 4.3), durante un período de calma en el viento (Fig. 4.11.a). En este caso, la biomasa de fitoplancton es relativamente alta. No obstante, debido a las limitaciones por nutrientes que tienen lugar en este embalse, no se alcanza el punto en que el fitoplancton provoca una turbidez que genere una limitación por luz. Por otra

parte, la capa de mezcla se extiende hasta una profundidad relativamente somera. Estos dos hechos combinados, provocan que el fitoplancton se distribuya a lo largo de una zona favorable para la actividad fotosintética.

Bornos. 19 – Agosto – 2009: mezcla particular.

En este caso, la peculiaridad radica en la mezcla vertical de la columna de agua. Los datos de temperatura del día 19 de Agosto (Fig. 4.2.c) demuestran la existencia de una termoclina secundaria a pocos metros de profundidad, que no debe confundirse con la termoclina principal, situada a partir de los 12 metros de profundidad. A diferencia de otros casos donde esta termoclina no tiene un efecto destacable sobre las propiedades de la masa de agua, los datos de oxígeno de este día denotan una estratificación secundaria, relacionada con este gradiente superficial. De este modo, se observa homogeneidad en la concentración de oxígeno en la capa superior a este gradiente superficial, pudiendo estar ocasionada por la acción continua de vientos moderados sobre la superficie del embalse durante un largo periodo de tiempo (Fig. 4.11.b).

Bornos. 17 – Septiembre – 2009: anoxia en toda la columna.

Este muestreo tuvo lugar tras la mezcla completa de la columna de agua, habiendo desaparecido cualquier signo de estratificación (Fig. 4.2.e). A diferencia de otros muestreos en régimen de mezcla moderada, en este se observa una anoxia muy importante a lo largo de todo el perfil vertical, incluyendo las capas más superficiales, donde la concentración de oxígeno debería estar equilibrada con la atmosférica. También es destacable la escasa presencia de clorofila, obteniéndose una tasa de producción primaria bruta superada en todo momento por la respiración (Fig. 4.6.e). Esta situación parece estar ocasionada por la reciente mezcla, debida a un enfriamiento de la masa de agua junto a un episodio excepcional de fuertes vientos (Fig. 4.11.b), distribuyendo el fitoplancton acumulado en la capa superficial a lo largo de toda la columna de agua. Las condiciones anóxicas se extienden desde el hipolimnion a toda la columna de agua.

Este fenómeno resulta preocupante en cuanto a los efectos que puede tener sobre los organismos acuáticos como la comunidad de peces. Aunque después de dos semanas las concentraciones de oxígeno disuelto se han restablecido (Fig. 4.2.f), probablemente la situación de anoxia haya afectado a la comunidad biológica. Es por ello que, si la eutrofización del sistema tiene un carácter antrópico como en este caso, se deberían de tomar medidas para minimizar los efectos sobre los organismos que puedan ocasionar situaciones como ésta.

5. Conclusiones

1. La actividad metabólica predominante en el epilimnion de ambos embalses durante el periodo estudiado es la respiración. En Bornos los procesos fotosintéticos cobran importancia en las capas superficiales, siendo superados por los respiratorios a poca profundidad.
2. Salvo en alguna ocasión excepcional, los dos embalses tienen un carácter heterotrófico. No obstante, en el embalse de Bornos, los organismos liberan al medio acuático una cantidad neta de CO₂ que triplica las emisiones medidas en Guadalcacín durante el mismo periodo.
3. La transparencia de la capa superficial es clave en la caracterización del balance metabólico. La cantidad de CO₂ neta que libera el conjunto de los organismos del epilimnion en ambos embalses es proporcional a la relación existente entre el espesor de la capa eufótica respecto al espesor del propio epilimnion.
4. Factores como exposición al viento y temperatura del agua han permitido plantear los posibles mecanismos reguladores de la variabilidad temporal de la producción en los embalses estudiados. Aunque son necesarios estudios específicos para profundizar en las relaciones entre variables climáticas, hidrodinámica y producción, los patrones emergidos de este estudio pueden ser utilizados como base para realizar análisis predictivos sobre la respuesta trófica de los embalses ante posibles escenarios futuros.

6. Bibliografía

- Bender, M. L., Dickson, M. L., Orchardo, J., 2000. Net and gross production in the Ross Sea as determined by incubation experiments and dissolved O₂ studies. *Deep-Sea Research II* 47: 3141-3158.
- Bender, M., Grande, K., Johnson, K., Marra, J., Williams, P. J. le B., Sieburth, J., Pilson, M., Langdon, C., Hitchcock, G., Orchardo, J., Hunt, C., Donaghay, P. 1987. *Limnol. Oceanogr.* 32(S), 1085-1098.
- Cole, J. J., Pace, M. L., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.*, 45(8): 1718-1730.
- Dickson, M. L., Orchardo, J., Barber, R. T., Marra, J., McCarthy, J. J., Sambrotto, R. N., 2001. Production and respiration rates in the Arabian Sea during the 1995 Northeast and Southwest Monsoons. *Deep-Sea Research II* 48: 1199-1230.
- Duarte, C. M., Agustí, S. 1998. The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science*, 281: 234-236.
- Duarte, C. M., Prairie, Y. T. 2005. Prevalence of Heterotrophy and Atmospheric CO₂ Emissions from Aquatic Ecosystems. *Ecosystems*, 8: 862-870.
- Dugdale, R. C., Wallace, J. Z. 1960. Light and dark bottle experiments in Alaska. *Limnol. Oceanogr.* 5: 230-231.
- Falkowski, P. G., Owens, T. G. 1980. Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.* 66: 592-595.
- Gorham, E., Boyce, F. M. 1989. Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *J. Great Lakes Res.* 15(2): 233-245.

- Grande, K. D., Marra, J., Langdon, C., Heinemann, K., Bender, M. L., 1989a. Rates of respiration in the light measured in marine phytoplankton using an ^{18}O isotope-labeling technique. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 129, pp. 95-120.
- Hanson, P. C., Pollard, A. I., Bade, D. L., Predick, K., Carpenter, S. R., Foley, J. A. 2004. A model of carbon evasion and sedimentation in temperate lakes. *Global Change Biology*, 10: 1285-1298.
- Howarth RW, Michaels AF (2000) The measurement of primary production in aquatic ecosystems. In: Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, Howarth RW (eds) *Methods in ecosystem science*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 72–85.
- Kana, T. M., 1990. Light-dependent oxygen cycling measured by an oxygen-18 isotope dilution technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64: 293-300.
- Kennedy, R. H. 1999. Reservoir Design and Operation: Limnological Implications and Management Opportunities. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*, 1-28.
- Kiddon, J., Bender, M. L., Marra, J. 1995. Production and respiration in the 1989 North Atlantic spring bloom: an analysis of irradiance-dependent changes. *Deep-Sea Research*, Vol. 42, No. 4, pp. 553-576.
- Lovett, G. M., Cole, J. J., Pace, M. L. 2006. Is net Ecosystem Production Equal to Ecosystem Carbon Accumulation? *Ecosystems*, 9: 152-155.
- Maixandeau, A., Lefèvre, D., Fernández, I. C., Sempéré, R., Sohrin, R., Ras, J., Van Wambeke, F., Caniaux, G., Quéguiner, B. 2005. Mesoscale and seasonal variability of community production and respiration in the surface waters of the N.E. Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research I* 52: 1663–1676.
- Margalef, R., Planas, D., Armengol, J., Vidal, A., Prat, N., Guiset, A., Toja, J., Estrada, M. 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Ministerio de Obras Públicas. Madrid.

- hr/>
- Moreno-Ostos, E., Cruz-Pizarro, L., Basanta, A., George, D. G. 2009. The influence of wind-induced mixing on the vertical distribution of buoyant and sinking phytoplankton species. *Aquat. Ecol.*, 43: 271-284.
- Ostrom, N. E., Carrick, H. J., Twiss, M. R., Piwinski, L. 2005. Evaluation of primary production in Lake Erie by multiple proxies. *Oecologia* 144: 115-124.
- Pannard, A., Bormans, M., Lagadeuc, Y. 2007. Short-term variability in physical forcing in temperate reservoirs: effects on phytoplankton dynamics and sedimentary fluxes. *Freshwater Biology*, 52: 12-17.
- Reynolds, C. S. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge Studies in Ecology.
- Reynolds, C. S., Wiseman, S. W., Godfrey, B. M., Butterwick, C. 1983b. Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. *Journal of Plankton Research*, 5, 203-204.
- Ritchie, R. J. 2006. Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynth Res* 89: 27-41.
- Ritchie, R.J., 2008. Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls *a*, *b*, *c*, and *d* and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. *PHOTOSYNTHETICA* 46 (1): 115-126.
- Ryther, J. H. 1956. The Measurement of Primary Production. *Limnol. Oceanogr.* 1(2): 72-84.
- Tranvik, L. J., Downing, J. A., Cotner, J. B., Loiselle, S. A., Striegl, R. G., Ballatore, T. J., Dillon, P., Finlay, K., Fortino, K., Knoll, L. B., Kortelainen, P. L., Kuster, T., Larsen, S., Laurion, I., Leech, D. M., McCallister, S. L., McKnight, D. M., Melack, J. M., Overholt, E., Porter, J. A., Prairie, Y., Renwick, W. H., Roland, F., Sherman, B. S., Schindler, D. W., Sobock, S., Tremblay, A., Vanni, M. J.,

Verschoor, A. M., von Wachenfeld, E., Weyhenmeyer, G. A. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol. Oceanogr.* 54 (6, part 2), 2298-2314.

Wetzel, R.G., Likens, G. E. 2000. *Limnological Analyses*. Third edition. Ed. Springer.

Woodwell, G. M., Whittaker, R. H. 1968. Primary production in terrestrial ecosystems. *Am. Zoologist*, 8: 19-30.